# Wandstrukturen und Großgliederung der Foraminiferen

Von JOHANN HOHENEGGER und WERNER PILLER*

Mit 6 Abbildungen und 11 Tafeln

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 24. April 1975 durch das w. M. Helmuth ZAPFE)

## Summary

Investigation of the phylogenetic relationships of Foraminifera in conjunction with an analysis of wall structure has lead to the construction of a new classification. On the basis of variations in structure of the test wall the subclass Foraminifera is subdivided into three orders:

A. Allogromiida with walls of organic material.
B. Textulariida with walls in which foreign particles are bound by various cements.
C. Tournayellida with walls which are secreted from the protoplasm.

The Tournayellida were the subject of further investigation. The wall structures in this order are constructed as follows:

a) inequigranular (variably large, rhombohedral crystals without preferred orientation).
b) miliolid (approximately equal-sized, needle-shaped crystals without orientation).
c) hyaline (oriented crystals and crystal units).

On the basis of wall structures and test evolution six suborders have been established:

1. Fusulinina: wall structure inequigranular.
2. Miliolina: wall structure miliolid.
3. Palaeotextulariina: two layers, the outer inequigranular, the inner hyaline.
4. Lagenina: wall structure primarily with two layers, an outer hyaline layer and an inner inequigranular layer, which has been lost in the course of evolution. Derivation in the Devonian from uniserial Fusulinina.
   Spirillinina: wall structure primarily with two layers, an outer hyaline layer and an inner inequigranular layer, which has been lost in the course of evolution. Derivation in the Carboniferous from two-chambered, streptospiral Fusulinina.
6. Rotaliina: wall structure hyalin. Derivation in the Late Triassic from trochospiral, multi-chambered Fusulinina.

## Einleitung

Das System der Foraminiferen, ihre verwandtschaftlichen Beziehungen und Phylogenie sind trotz intensiver Bemühungen seitens der Mikropaläontologie und Zoologie nicht annähernd

* Anschrift der Verfasser: Dr. J. HOHENEGGER, Dr. W. PILLER, Paläontologisches Institut der Universität Wien, 1010 Wien, Universitätsstraße 7/II.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

geklärt. Obwohl gerade in der Paläontologie seit den ersten Ansätzen von D'ORBIGNY (1826) immer wieder neue systematische Einteilungen vorgenommen wurden, ist der derzeitige Stand (LOEBLICH & TAPPAN, 1974) noch weit davon entfernt, die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen wiederzugeben.

Basierten die ersten Systeme der Foraminiferen im besonderen auf der äußeren Morphologie, so wurden seit REUSS (1862) in einem immer stärkeren Maße die Wandstrukturen in die Untersuchungen einbezogen. Besonders rund um die fünfziger Jahre dieses Jahrhunderts entstanden eine Reihe von Systemen (GLAESSNER, 1945; CUSHMAN, 1950; SIGAL, 1952; LE CALVEZ, 1953; POKORNY, 1958; RAUZER-CHERNOUSOVA & FURSENKO, 1959; REISS, 1963), die in der Arbeit von LOEBLICH & TAPPAN (1964) gipfelten. In letzterer wurde allerdings durch die Überbewertung der auf lichtoptischer Basis festgestellten Wandstrukturen eine Gliederung erreicht, die durch eine Unterbewertung der phylogenetischen Zusammenhänge in Gefahr geriet, künstliche Gruppierungen zu schaffen. Da nämlich ähnliche Wandstrukturen bei Gruppen auftreten, die entwicklungsgeschichtlich nicht näher verwandt sind, kann sich eine Diagnose der einzelnen höheren Taxa nicht nur auf die Wandstrukturen stützen, sondern es müssen Gehäusemorphologie und Phylogenie in gleichem Maße berücksichtigt werden.

Durch die Einführung von elektronenmikroskopischen Untersuchungsmethoden ergaben sich außerdem neue Aspekte bei der Beurteilung von Wandstrukturen, wobei sich bisherige Einteilungskriterien innerhalb der Foraminiferen als unzulänglich erwiesen.

Die vorliegende Arbeit entstand innerhalb der Projekte 828 und 2092 des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. Für das bereitwillige Überlassen von Material danken wir Herrn Dr. R. OBERHAUSER (Geologische Bundesanstalt, Wien) und Frau Dr. U. PISTOTNIK (Graz). Am REM (Cambridge Stereoscan 600) des Paläontologischen Institutes der Universität Wien wurden von J. HOHENEGGER die Scanning-Fotos angefertigt, die Durchlichtaufnahmen machte Dr. S. JÄGER (Wien). Alle Foto-Abzüge wurden von Ch. E. REICHEL ausgearbeitet. Das Abbildungsmaterial befindet sich unter den Inventarnummern 3001—3005 in der Sammlung des Paläontologischen Institutes der Universität Wien.

## Methodik

Es zeigt sich, daß systematische Bearbeitungen von Foraminiferen wesentlich mehr Untersuchungsmethoden erfordern, als bisher angewendet wurden. Nach wie vor müssen Foraminiferen

unter dem Binokular untersucht werden, da dies eine rasche Determinierung bereits beschriebener Arten ermöglicht. Zur Studie und Beobachtung der Wandstrukturen mußten bisher gerichtete Schliffe angefertigt werden, die im Durchlichtmikroskop bei normalem und polarisiertem Licht oder im Phasenkontrast untersucht wurden. Daneben ist es heute unbedingt notwendig, bei der Analyse von Wandstrukturen Elektronenmikroskope zu benutzen. Zur Klärung der Gehäusemorphologie eignet sich besonders das Raster-Elektronenmikroskop, für die Untersuchung der Ultrastrukturen sollte sowohl das Raster-Elektronenmikroskop als auch das Transmissions-Elektronenmikroskop verwendet werden. Weiters ist für die Klärung der Kristallmorphologie die Verwendung eines Röntgen-Difraktometers vonnöten, die chemische Zusammensetzung läßt sich durch eine Mikrosonde feststellen.

Auflösungsversuche der Gehäuse in verschiedenen Säuren und die diversen Färbemethoden bringen oft falsche Ergebnisse und sind nur bedingt anwendbar. Eine Aufschlüsselung der diagenetischen Vorgänge und ihre Auswirkungen bei der Fossilisation von Foraminiferengehäusen scheint besonders bei phylogenetisch älteren Formen von wesentlicher Bedeutung zu sein.

## Wandstrukturen

Primitive paläozoische Vertreter der agglutinierenden Foraminiferen sind von gleichaltrigen Individuen mit sekretierten Karbonatpartikeln nur schwer zu unterscheiden. Besonders in Dünnschliffen, aus denen der Großteil des paläozoischen Materials beschrieben wurde, können Vertreter beider Gruppen miteinander verwechselt werden. Erst Loeblich & Tappan (1964) hoben die Unterschiede deutlich hervor, was zur Aufstellung einer eigenen Unterordnung — Fusulinina — führte. Als Kriterium für die Zugehörigkeit von Foraminiferen in diese Gruppe gilt der Aufbau der Gehäusewand aus mikrogranulären, kalkigen, sekretierten Kristallen, daneben können noch Fremdpartikel eingelagert werden. Die Schwierigkeit in der Unterscheidung zwischen diesen mikrogranulären und den agglutinierenden Foraminiferen wurden dadurch hervorgerufen, daß beide im Dünnschliff ein ähnliches, kleinkörniges, dunkles Bild ergeben können. Insbesondere wenn den agglutinierenden Formen beim Bau ihrer Gehäuse nur Karbonatpartikel zur Verfügung standen, konnte auch eine chemische Analyse keine markanten Unterschiede bezeugen. Erst die Unter-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

suchungen der Diagenesevorgänge bei Foraminiferengehäusen erbrachte die Möglichkeit, primär vorhandene Differenzen zu erkennen. Obwohl derartige Untersuchungen bereits vor 10 Jahren begonnen wurden, fanden sie in der bisherigen mikropaläontologischen Literatur nur wenig Beachtung. BANNER & WOOD (1964) erkannten, daß Foraminiferen mit verschiedenen Wandstrukturen während der Diagenese ein unterschiedliches Verhalten zeigen. Während agglutinierende Foraminiferen erst in einem fortgeschrittenen Diagenesestadium Veränderungen erkennen lassen, treten bei Angehörigen der Miliolina bereits frühzeitig Umwandlungen in der Gehäusewand auf. Chemische Untersuchungen an rezenten Foraminiferen ergaben, daß Vertreter der Miliolina ihr Wandmaterial aus Magnesium-Kalzit (high Mg-Calcit) herstellen (BLACKMON & TODD, 1959). Dieser ist jedoch ein relativ instabiles Karbonat (vgl. BATHURST, 1971). In einer sehr frühdiagenetischen Phase kann er in Kalzit übergeführt werden, wobei ungeklärt ist, ob Lösung mit darauffolgender Spatisation oder Neomorphismus (sensu FOLK, 1965) stattfindet. Diese Aufschlüsselung bleibt einer weiteren Arbeit vorbehalten. Tatsache ist, daß dadurch aus den im Durchlicht undurchsichtigen, kleinkörnigen Kristallen helle, durchsichtige und große Kalzitkristalle entstehen. Dieser Vorgang soll hier als „Milioliden-Effekt" bezeichnet werden. Er ist aber nicht nur auf die Miliolina beschränkt, sondern wurde auch an anderen Foraminiferen beobachtet, die den Fusulinina (sensu LOEBLICH & TAPPAN, 1964) angehören. Die agglutinierenden Foraminiferen zeigen jedoch nie diesen Effekt, selbst wenn sie ausschließlich Karbonatpartikel in die Gehäusewand einbauen. Der Grund dafür dürfte darin liegen, daß die agglutinierten Teilchen durch einen umgebenden Zement länger vor diagenetischen Veränderungen geschützt bleiben. Bei Individuen mit granulären Gehäusewänden, die den „Milioliden-Effekt" zeigen, muß ein ähnlicher Vorgang bei der Bildung der Gehäusewände angenommen werden, wie er bei den Miliolina auftritt. Daraus folgt, daß die Karbonatkörner sekretiert sein müssen und diese Formen den Fusulinina (sensu LOEBLICH & TAPPAN, 1964) zuzuordnen sind. Der „Milioliden-Effekt" kann somit als Beweis angesehen werden, daß die „Kristalle" der fusuliniden Gehäusewände tatsächlich durch Sekretion entstanden sind. Selbst bei den Fusuliniden im engeren Sinn (z. B. *Rugofusulina* und *Pseudoschwagerina*) konnte dieser Effekt beobachtet werden.

Die Definition der „fusuliniden" — mikrogranulären — Wandstruktur kann nicht als befriedigend angesehen werden.

Bisher verwendete man bei den Untersuchungen dieser Formen im wesentlichen lichtoptische Geräte, die keine Auflösung der Ultrastrukturen ermöglichen. Elektronenmikroskopische Studien — zum Großteil an tertiärem und rezentem Material durchgeführt — zeigen deutlich die Problematik der Interpretation von Wandstrukturen, wenn sie sich auf lichtoptische Analysen stützen. Bei der Untersuchung mikrogranulärer Wandstrukturen im Raster-Elektronenmikroskop ergab es sich, daß die Definition bei LOEBLICH & TAPPAN (1964, S. C93) „crystals which are equidimensional, subangular and tightly packed" nur in beschränktem Maße zutrifft. Die Größe der Kristalle erwies sich nämlich als sehr variabel, außerdem ist die Packung locker (vgl. Taf. 2, Fig. 3, 4; Taf. 4, Fig. 3, 4). Daher soll hier die Gehäusewand bei Vertretern der Fusulinina neu beschrieben werden:

Sie besteht aus verschieden großen, rhomboedrischen, eu- bis anhedralen Kristallen. Diese zeigen keine bevorzugte Orientierung, wodurch sie locker gepackt sind.

Fremdpartikel konnten im untersuchten Material nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Die Größe der Kristalle liegt im Bereich von 0,3—6 Mikron. Ob die großen Körner (2—6 Mikron) primär oder sekundär, durch diagenetische Veränderung, entstanden sind, kann nicht beantwortet werden. Die relativ lockere Packung läßt aber diagenetische Beeinflussung (Kornvergrößerung) nur in einem beschränkten Maße zu. Lediglich für die größeren Körner könnte sie angenommen werden. Ähnlich den Miliolina wird das opake Erscheinungsbild dieser Gehäuse im Dünnschliff durch die ungeregelte Orientierung der Kristalle und den dadurch entstehenden Hohlräumen hervorgerufen (vgl. Taf. 2, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 1, 3; Taf. 4, Fig. 2; Taf. 5, Fig. 2). Wegen der oben angeführten Tatsachen soll hier anstelle des Begriffes „mikrogranulär" der Terminus „inaequigranulär" vorgeschlagen werden.

Die Wandstrukturen bei Foraminiferen aus der Gruppe der Miliolina wurden schon oft untersucht. Das opake Aussehen der Wände im Dünnschliff bei durchfallendem Licht deutete man durch die sehr kleinkörnige Struktur. Elektronenmikroskopische Untersuchungen bestätigten die Existenz kleiner Kristalle und zeigten darüber hinaus deren regellose Verteilung innerhalb der Gehäusewand (TOWE & CIFELLI, 1967). Durch diese ungleichmäßige Orientierung der Kristalle und den dazwischen liegenden Hohlräumen wird die Undurchsichtigkeit der Wand hervorgerufen. Die glatte Außenfläche mancher Gehäuse ist auf eine Ein-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

regelung der Kristalle parallel zur Oberfläche zurückzuführen (Towe & Cifelli, 1967). Bei dem untersuchten, vorliegenden Material war eine derartige Einregelung nicht zu beobachten. Die Gehäusewände bestehen, ähnlich wie die der Fusulinina, aus unregelmäßig angeordneten Kristallen; die Form der Kristalle ist jedoch von denen der Fusulinina deutlich unterschieden. Im Gegensatz zu jenen sind sie „nadelig", außerdem konnten keine großen Schwankungen in der Größe festgestellt werden. Wie bei den rezenten Formen können die Nadeln eine Länge von 0,5 bis 2 Mikron erreichen, der Durchmesser bewegt sich in Bereichen um 0,25 Mikron (vgl. Taf. 10, Fig. 3, 4).

Die Kristalle zeigen aber, bedingt durch ihren Chemismus (Mg-Kalzit), während der Diagenese eine hohe Instabilität. Durch die Transformation von Magnesium-Kalzit in Kalzit können große Kristalle entstehen und die Hohlräume zwischen den ursprünglichen Kristallen gehen verloren. Dieser Vorgang bewirkt, daß die primär lichtundurchlässigen Gehäuse im Durch- und Auflicht transparent werden.

Die Unterscheidung zwischen derart diagenetisch veränderten Miliolina und primär hyalinen Formen (Rotaliina sensu Loeblich & Tappan, 1964) ist deshalb oft schwierig. Sogar im Polarisationsmikroskop kann ein Bild hervorgerufen werden, das dem der „hyalin-granulären" Gehäusewände ident ist (vgl. Taf. 11, Fig. 3, 4). Im Raster-Elektronenmikroskop zeigen diese diagenetisch veränderten Kristalle ein ähnliches Bild wie Kristalle, die die Gehäusewände der Fusulinina aufbauen (Taf. 11, Fig. 2). Im Gegensatz zu letzteren sind zwischen den einzelnen Kristallen keine Hohlräume entwickelt, so daß sie direkt aneinander grenzen. Durch diese „dichte" Packung wird die Lichtdurchlässigkeit der Gehäusewände hervorgerufen.

Wesentlich genauer als die Struktur der Gehäusewände der Miliolina wurden bisher die der hyalinen Foraminiferen untersucht. Solange diese Untersuchungen mit lichtoptischen Geräten durchgeführt wurden, schienen die systematischen Zusammenhänge in dieser Gruppe weitgehend klar zu sein. Bei Anwendung der Elektronenmikroskopie konnten die lichtoptischen Befunde jedoch nur bedingt bestätigt werden. Die Unterscheidung in hyalin-granuläre und hyalin-radiäre Wände ließ sich durch die Untersuchung der Ultrastrukturen folgendermaßen erklären: Bei hyalin-radiären Formen bilden die einzelnen Kristallite längliche Kristalleinheiten, die dermaßen angeordnet sind, daß die optischen Achsen senkrecht auf die Gehäuseoberfläche stehen (vgl. Taf. 7, Fig. 3, 4). Die Kristalleinheiten bei den hyalin-granulären Formen

stehen nicht senkrecht, sondern im Winkel von 45° zur Gehäuse-Oberfläche (vgl. Taf. 6, Fig. 3, 4). Der Winkel der C-Achse bleibt konstant, während die Richtung der Kristallelemente sehr variabel ist (BELLEMO, 1974).

Ob und inwieweit diesen Unterschieden systematische Bedeutung zukommt, ist beim derzeitigen Stand der Untersuchungen nicht abzusehen. Beispielsweise vertritt HANSEN (1972) die Ansicht, daß die Strukturen artlich fixiert sind. Im Gegensatz dazu stehen die Untersuchungen von NORLING (1968), der feststellte, daß bei liassischen Nodosarien die Gehäusewände hyalin-radiär, die Skulpturelemente jedoch hyalin-granulär sind. Diese Beobachtungen konnten von den Autoren an triadischen Lenticulinen bestätigt werden (Taf. 7, Fig. 2).

Ein weiteres Problem stellt die mineralische Zusammensetzung der hyalinen Gehäusewände dar. Aber wie TOWE & CIFELLI (1967) bemerken, dürfte nur eine geringfügige Änderung der aktiven, kristallbildenden organischen Matrix dazu führen, daß anstelle der Kalzitkristalle Aragonitnadeln erzeugt werden. Im untersuchten Material unterschieden sich die Ultrastrukturen der aragonitischen Kristalle von den kalzitischen (hyalin-radiären) Kristalleinheiten in den Gehäusewänden wesentlich. Im Gegensatz zu den aus rhomboedrisch-tafeligen Kristalliten zusammengesetzten Kristalleinheiten bei den kalzitischen Rotaliina (sensu LOEBLICH & TAPPAN, 1964) sind die aragonitischen, nadeligen Kristalle bei Involutinen nicht aus Kristalliten zusammengesetzt (Taf. 9, Fig. 3, 4). Hier entspricht die Länge eines Einzelkristalles der Dicke einer Wandlamelle (Taf. 8, Fig. 4). Außer bei den Rotaliina wurden auch bei einigen Vertretern der Fusulinina (sensu LOEBLICH & TAPPAN, 1964) hyaline Anteile der Gehäusewände beobachtet. Ein Teil davon läßt sich mit den oben beschriebenen hyalinen Strukturen vergleichen (Taf. 3, Fig. 5). Auch im Dünnschliff ist der hyalin-radiäre Wandanteil, der in Verbindung mit einer mehr oder minder dicken, inaequigranulären Schicht steht, besonders ausgeprägt. Daneben treten jedoch bei einigen Fusulinina „pseudo-hyaline" Schichten auf, die ein anderes Erscheinungsbild zeigen. Eine radiäre Anordnung der Kristalle kann bei ihnen im Dünnschliff kaum beobachtet werden, außerdem ist die Abtrennung zur inaequigranulären Schicht nicht deutlich ausgeprägt (vgl. Taf. 3, Fig. 2). In Ermangelung elektronenmikroskopischer Untersuchungen dieser hyalinen Schicht kann über deren Ultrastruktur nichts ausgesagt werden. Ob sie einen eigenen Typus darstellt oder der hyalin-granulären Schicht vergleichbar ist, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Alle oben beschriebenen Wandstrukturen werden aus einem Material gebildet, das vom Protoplasma der Foraminiferen ausgeschieden wird. Ein Modell für diese Vorgänge haben Towe & Cifelli (1967) entworfen. Die Bildung der Kristalle hyaliner Gehäusewände erklären sie durch Bildung von Kristallisationszentren auf aktiven Teilen einer organischen Matrix. Im Gegensatz dazu mußte für die Bildung der milioliden Gehäuse ein anderer Vorgang angenommen werden. Nach Towe & Cifelli (1967) sollen bei den Miliolina die aktiven Teile der organischen Matrix, die die Kristallisationszentren bilden, in den passiven Anteilen der organischen Matrix verteilt sein. Die Bildung der Kristalle erfolgt durch spontane Ausfällung. Für die Entstehung der inaequigranulären Struktur wurde noch keine Erklärung gefunden.

In der vorliegenden Arbeit soll folgende Theorie aufgestellt werden (vgl. Abb. 1). Die inaequigranuläre Wandstruktur ist als primitivste Form der sekretierten Wände die Ausgangsbasis für die miliolide und hyaline Struktur. Die Entstehung ungleich großer, nicht orientierter Kristalle muß nach ähnlichen Prinzipien erfolgen, wie sie für die Miliolina angenommen werden. Innerhalb einer organischen Matrix sind die aktiven, kristallbildenden Zentren irregulär verteilt. Eine Ausfällung der Kristalle erfolgt spontan. Durch die völlig ungleichmäßige Verteilung der Kristallisationszentren können wegen des ungleichen Platzangebotes nur verschieden große, häufig sub- bis anhedrale Kristalle entstehen. Im Laufe der Erdgeschichte erfolgte eine Orientierung der Kristallisationszentren. Dies erfolgte in zwei Richtungen. Durch eine gleichmäßige Verteilung dieser Zentren in der organischen Matrix kam es zur Bildung annähernd gleichgroßer Kristalle und somit zur milioliden Wand. Die Orientierung der optischen Achsen ist jedoch wie bei den inaequigranulären Gehäusewänden irregulär.

Im zweiten Fall befinden sich die Kristallisationszentren an der Oberfläche der organischen Matrix. Dieser Vorgang kann einerseits durch eine Verlagerung der Zentren vom Inneren an die Oberfläche der Matrix bewirkt worden sein, andererseits soll eine Neuentstehung von Zentren an der Gehäuseoberfläche nicht ausgeschlossen werden. Durch das gemeinsame Auftreten von Zentren in der Matrix und an deren Oberfläche entstanden zweischichtige Gehäusewände. Die inaequigranuläre Schicht wurde bei allen Gruppen im Laufe ihrer Phylogenie reduziert und ging schließlich verloren.

Da die Entstehung der hyalinen Gehäusewände entweder parallel oder in zeitlich getrennten Gruppen erfolgte, muß, um

den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen Rechnung zu tragen, das System der Foraminiferen geändert werden.

## System

Der kategoriale Rang, dem das Taxon Foraminifera zuzuordnen wäre, ist nicht fixiert. Einerseits wird es als Klasse (RAUZER-CHERNOUSOVA & FURSENKO, 1959), andererseits als Ordnung (z. B. LOEBLICH & TAPPAN, 1964) angesprochen. Hier soll das Taxon Foraminifera als eine Unterklasse angesprochen werden. Die Position im System der lebenden Organismen wäre dann folgende:

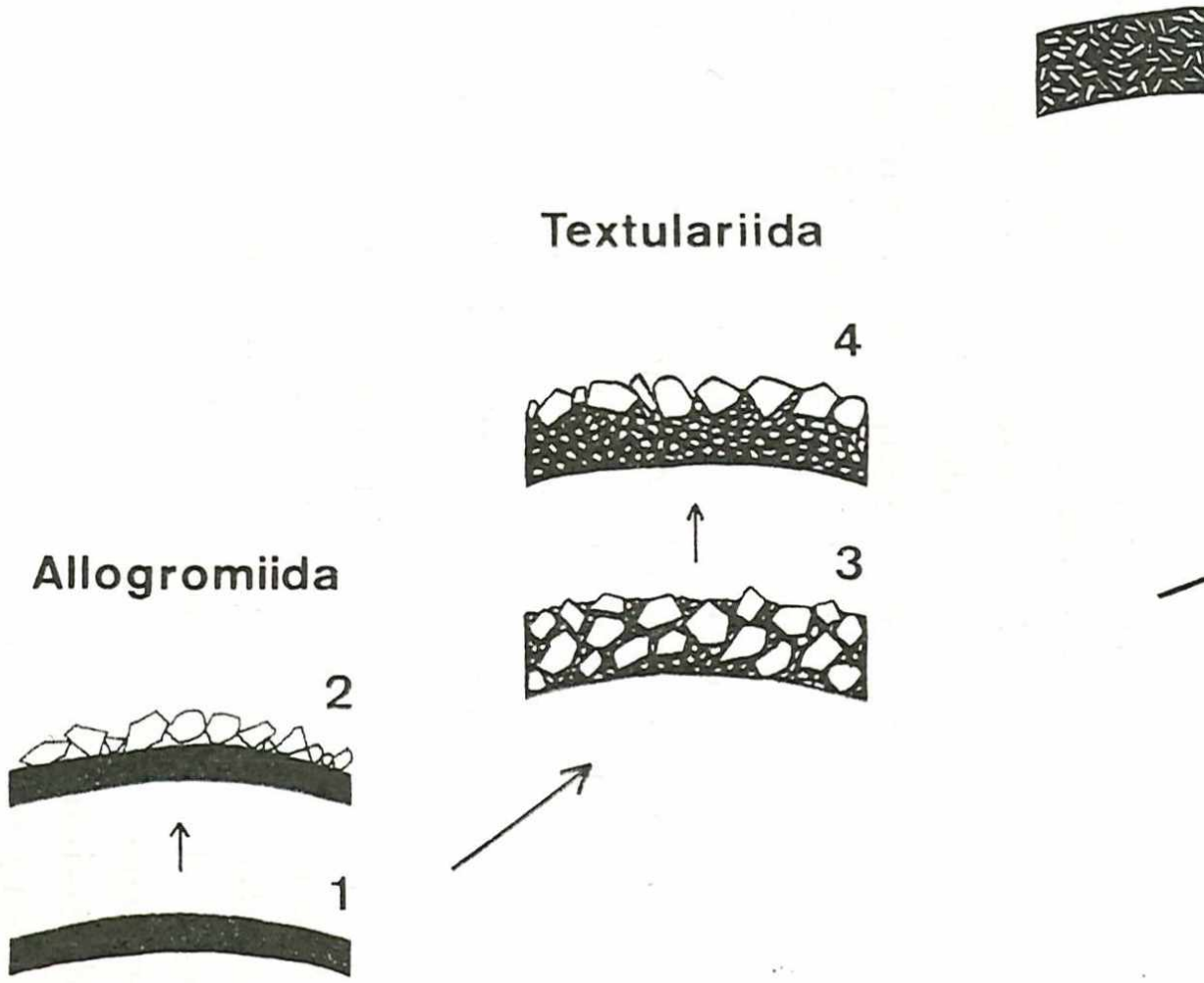
Regnum: EUKARYOTA
  Subregnum: PROTOBIONTA
    Phylum: SARCODINA
      Classis: GRANULORETICULOSA
        Subclassis: FORAMINIFERA

Hinsichtlich ihrer Gehäusewand lassen sich die Foraminiferen in drei Großgruppen gliedern. Bei einer Gruppe bildet eine organische Matrix die Gehäusewände, auf die außerdem noch Fremdpartikel angelagert werden können. Durch die schlechte Erhaltungsfähigkeit der organischen Substanz sind diese Gehäuse nach dem „Absterben" der Individuen sehr fragil und fossil schlecht erhaltungsfähig.

Die zweite Gruppe besitzt die zusätzliche Fähigkeit, die agglutinierten Partikel zu zementieren, wodurch die Gehäuse erhaltungsfähig bleiben. Vertreter der dritten Gruppe sind in der Lage, ihre Gehäusewände durch Ausfällen von karbonatischem Material mit Hilfe der organischen Matrix herzustellen (vgl. oben).

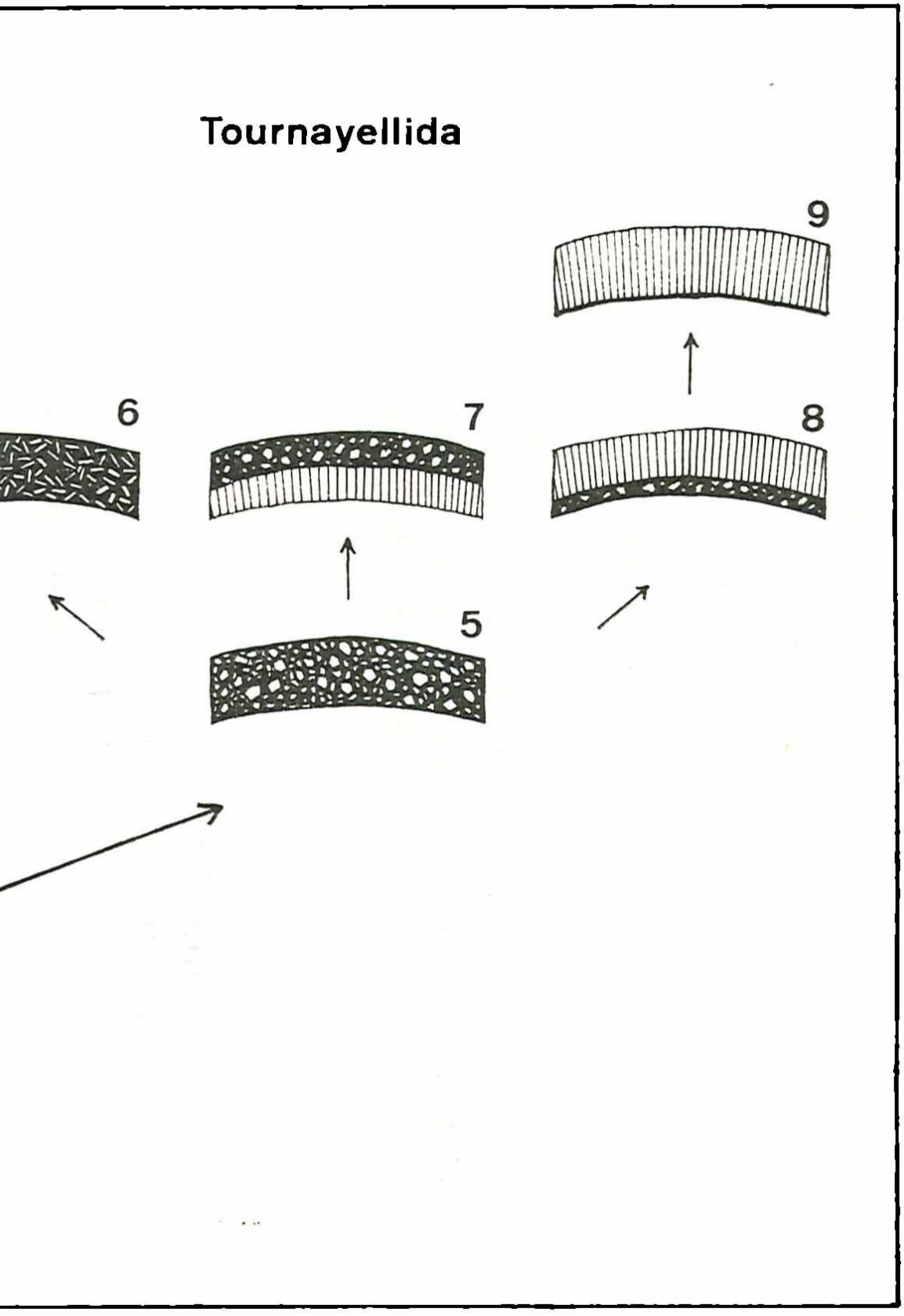
Schon im frühen Paläozoikum dürfte die Separation in diese drei Gruppen stattgefunden haben. Unabhängig voneinander entwickelten sich im Laufe der Erdgeschichte hochspezialisierte Formen, die sich alle phylogenetisch auf primitive Ausgangsstadien der einzelnen Gruppen zwanglos zurückführen lassen. Die offensichtliche Monophylie der Großgruppen berechtigt zur Errichtung dreier Taxa, denen der Rang von Ordnungen zusteht. Unter diesen Aspekten kann folgendes System der Foraminiferen aufgestellt werden:

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at





Subclassis: FORAMINIFERA EICHWALD, 1830

Ordo: ALLOGROMIIDA HARTOG, 1906 (nomen correctum pro Allogromidiaceae HARTOG, 1906, S. 58)

Foraminiferen, die ihre Gehäusewände aus organischem, pseudochitinigem oder tektinischem Material aufbauen, sollen in dieser Ordnung zusammengefaßt werden. Obgleich agglutinierte Teilchen der Gehäuseoberfläche angelagert sein können, sind diese Formen durch das Fehlen eines verfestigenden Materials schlecht erhaltungsfähig. Als Ausgangsgruppe für die höher entwickelten Foraminiferen muß ihnen jedoch große Bedeutung beigemessen werden (vgl. Abb. 1). Die Unterscheidung zweier Familien in dieser Gruppe bei LOEBLICH & TAPPAN (1964, 1974) basiert auf der Ausbildung verschiedener Gameten (amöboid oder flagellat) während der Reproduktion.

Ordo: TEXTULARIIDA LANKESTER, 1885 (nomen correctum pro Textularidea LANKESTER, 1885, S. 847)

Vertreter dieser Ordnung bauen ihre Gehäusewände durch Agglutination von Fremdpartikeln, die mit einem von der organischen Matrix ausgeschiedenen Zement verfestigt werden (vgl.

---

Abb. 1. Evolution der Wandstrukturen bei Foraminiferen (schematische Darstellung).

Das wesentlichste Element für die Bildung von Gehäusen bei Foraminiferen ist eine organische Matrix, die in dieser Abbildung durch eine schwarze Signatur dargestellt wird. Bei den Allogromiida besteht die Gehäusewand primär allein aus dieser Matrix (1), sekundär können Fremdpartikel angelagert sein (2). Die Wandstruktur der Textulariida ist durch den Einbau von Fremdpartikeln in die organische Matrix gekennzeichnet, wobei die agglutinierten Teile mit einem Zement verfestigt sind (3). In einem fortgeschrittenen Stadium (4) wird der Großteil der Gehäusewand aus diesem Zement gebildet und die agglutinierten Teilchen befinden sich nur noch in den äußeren Wandanteilen. Die Vertreter der Tournayellida besitzen die Fähigkeit, ihre Gehäuse ohne Einlagerung von Fremdmaterial zu bauen. Ursprünglich werden verschieden große Kristalle in der organischen Matrix ausgeschieden, und es bildet sich die inaequigranuläre Wandstruktur (5). Durch eine regelmäßige Anordnung der Kristallisationszentren entsteht die miliolide Wandstruktur (6). Eine Verlagerung einiger Zentren an die Oberfläche der Matrix (entweder Innen- oder Außenseite) läßt dort hyaline Strukturen entstehen. Wenn sich die hyaline Lage an der Innenseite bildet, entwickelt sich die zweischichtige Wand der Palaeotextulariina (7), ihre Lage an der Außenseite (8) ist für primitive Vertreter der Lagenina und Spirillinina bezeichnend. Bei diesen Formen geht im Laufe der Evolution die innere inaequigranuläre Schicht verloren (9). Ob beim zweischichtigen Übergangsstadium der Rotaliina die hyaline Schicht außen oder innen anzutreffen ist, konnte noch nicht geklärt werden. Liegt sie innen, müßte eine Ableitung von rein hyalinen Wandstrukturen aus Fig. 7 nachgetragen werden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Taf. 1). Dieser Zement kann sowohl organischer als auch anorganischer Natur sein. MURRAY (1973) mißt seiner Beschaffenheit große systematische Bedeutung bei, weil sich darin eher genetische Merkmale des Protoplasmas widerspiegeln, als in der mineralischen Zusammensetzung der agglutinierten Körner. Letztere sind zu stark vom Lebensraum abhängig, wobei jedoch eine Selektion gewisser Korngrößen für manche Arten charakteristisch sein kann.

Eine Ableitung des textulariiden Gehäusewand-Types von dem der Allogromiida läßt sich leicht durchführen (vgl. Abb. 1). Die Individuen brauchen lediglich die Fähigkeit erlangen, die agglutinierten Teilchen durch einen selbst gebildeten Zement zu verkitten. Im Laufe der Erdgeschichte kann es dazu kommen, daß die Gehäusewand zu einem großen Teil aus selbstgebildetem Zement besteht, in den nur an der Oberfläche Fremdpartikel eingelagert sind.

Die Systematik innerhalb dieser Ordnung, wie sie im Treatise bei LOEBLICH & TAPPAN (1964) aufscheint, bedarf einer weitgehenden Revision. Eine Gliederung in zwei Überfamilien, die sich lediglich auf die Gehäusemorphologie stützt, scheint den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen nicht gerecht zu werden. Morphologisch ähnliche Individuen — bisher zur gleichen Gattung gestellt — können nämlich Wände bauen, die mit völlig verschiedenem Zement verfestigt sind (MURRAY, 1973). Es besteht zwar die Möglichkeit, daß die verschiedene Zementausbildung gleichfalls von ökologischen Faktoren bestimmt wird, ein derartiger Beweis wurde aber bisher nicht erbracht. Den Autoren scheint die Bildung eines bestimmten Zementes eher genetisch fixiert zu sein; ein Wechsel im Zementtyp würde somit den Erwerb einer neuen Eigenschaft bedeuten. Dadurch käme den Zementen tatsächlich wesentliche Bedeutung für das System der Textulariida zu, so daß neue Unterordnungen, die auf diesen Unterschieden basieren, aufgestellt werden müßten. Da jedoch die Untersuchungen von Ultrastrukturen bei agglutinierenden Foraminiferen erst in Ansätzen vorhanden sind, scheint es nicht angebracht, in diesem Rahmen ein neues System der Textulariida aufzustellen. Fest steht jedoch, daß die Zemente aus organischem oder anorganischem, karbonatischem Material bestehen können. Die dritte, in der Literatur oft angeführte Möglichkeit eines silikatischen Zementes (z. B. CUSHMAN, 1950) wird von HANSEN & HANZLIKOVA (1974) negiert. Sollte es aber tatsächlich Formen mit echtem silikatischem Zement geben, müßte diesem Umstand größere Bedeutung beigemessen werden.

Für eine systematische Gliederung der Textulariida werden also in Zukunft folgende Merkmale zu berücksichtigen sein: Art und Beschaffenheit des Zementes, Gehäusemorphologie und ihre Evolution, perzentueller Anteil der Fremdpartikel in der Gehäusewand und Beschaffenheit und Größe der Partikel. Die bei einigen Arten auftretenden Poren in der Gehäusewand sind nicht mit denen der Fusulinina und Rotaliina (sensu LOEBLICH & TAPPAN, 1964) vergleichbar, weil sie einerseits verzweigt sind und andererseits keine Verbindung zur Oberfläche zeigen (vgl. MURRAY, 1973).

Ordo: TOURNAYELLIDA nova ordo

Foraminiferen, deren Gehäuse durch Sekretion von karbonatischem Material entstanden sind, werden in diese Ordnung gestellt. Stammesgeschichtlich lassen sich verschiedene Gruppen innerhalb dieser Ordnung verfolgen, die alle in einer Basisgruppe, den Fusulinina, wurzeln (vgl. Abb. 6). Dabei entwickelten sich aus Formen mit einfachen Gehäusetypen und Wandstrukturen Individuen mit komplexen Gehäusen und Wänden (vgl. Abb. 2—5).

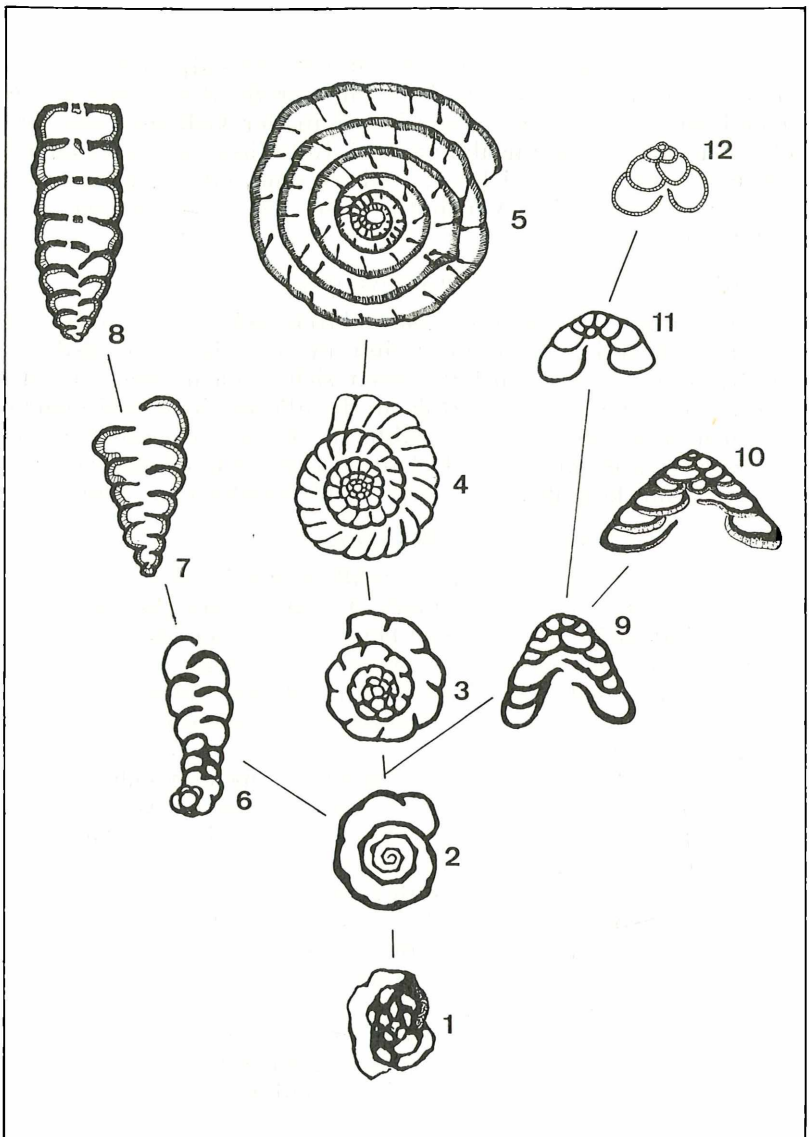
Subordo: FUSULININA WEDEKIND, 1937

In dieser Unterordnung werden alle Foraminiferen zusammengefaßt, die eine inaequigranuläre Wandstruktur besitzen. Die Gehäuse sind nicht-lamellar, das heißt, die jüngere Kammerwand umgreift nicht das gesamte Gehäuse; außerdem können Poren entwickelt sein (vgl. Taf. 5, Fig. 3). In phylogenetisch hoch entwickelten Gruppen kann es zur Ausbildung einer „pseudo-hyalinen" Schicht kommen.

Die Evolution der Gehäuse in dieser Gruppe läßt sich zwanglos aus primitiven, altpaläozoischen Formen ableiten (Abb. 2). Einkammerige Individuen sind bereits im Silur bekannt. Aus ihnen konnten sich im Devon zweikammerige Formen entwickeln, deren Deuteroloculus eine geradegestreckte Röhre bildet (z. B. *Earlandia*). Eine weitere Stufe stellen zweikammerige Formen dar, deren röhrenförmiger Deuteroloculus knäuelförmig um den Proloculus gewunden ist (z. B. *Pseudoglomospira*). Die Ableitung dieser Formen läßt sich zwar von den geradegestreckten, zweikammerigen Foraminiferen durchführen, eine direkte Herkunft von den einkammerigen wäre jedoch gleichfalls vorstellbar. Im nächsten Evolutionsschritt wird die röhrenförmige Kammer durch Protosepten unterteilt, aus denen sich echte Septen entwickeln. Bei den geradegestreckten Formen ist damit der Übergang von *Paratikhinella* zu *Earlandinita* gekennzeichnet (vgl. Abb. 4).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at





Bei den Individuen mit einer eingerollten zweiten Kammer geht die Septenbildung mit einer zunehmenden planspiralen Einrollung des Gehäuses konform (vgl. Abb. 2). Der Weg von *Pseudoglomospira* über *Glomospiranella* (=*Brunsiina* bei LOEBLICH & TAPPAN, 1964, S. C340), *Tournayella* und *Quasiendothyra* zu *Endothyra* scheint somit vorgezeichnet zu sein. Neben diesen gänzlich eingerollten Formen können in allen diesen Stadien Individuen auftreten, deren Gehäuse-Endteil mehr oder weniger geradegestreckt ist (z. B. *Glomospiroides*, *Rectoseptaglomospiranella*, *Endothyranella* etc.). Daß aus diesen teilweise entrollten Formen biseriale Foraminiferen entstehen konnten, hat LIPINA (1965) bei der Gattung *Palaeospiroplectammina* postuliert.

Es braucht hier nicht näher ausgeführt werden, daß die Wurzelgruppen der hoch entwickelten Fusulinen sensu stricto bei den Endothyren zu suchen sind (vgl. Abb. 2). Ein interessanter Schritt fand jedoch bei den Endothyriden im Übergang von der planspiralen zur trochospiralen Aufrollung statt. Vertreter dieser trochospiralen Formen (z. B. *Pseudotaxis*) reichen bis in die oberste Trias und sind zugleich die Stammgruppen der rotalienähnlichen Duostominen (vgl. Abb. 2; Taf. 4). Letztere haben eine inaequigranuläre Wandstruktur und fallen nach der Diagnose der Unterordnungen in die der Fusulinina (vgl. Taf. 5, Fig. 4). Auch im Dünnschliff zeigen sie das selbe dunkle, kleinkörnige Erscheinungsbild wie alle anderen Vertreter dieser Unterordnung (vgl. Taf. 5, Fig. 2).

In einem Seitenzweig der Tetrataxiden (*Tetrataxis* sensu MAMET, 1974) ist eine pseudo-hyaline Schicht entwickelt, die jedoch im Gegensatz zu früheren Angaben (z. B. REJTLINGER,

---

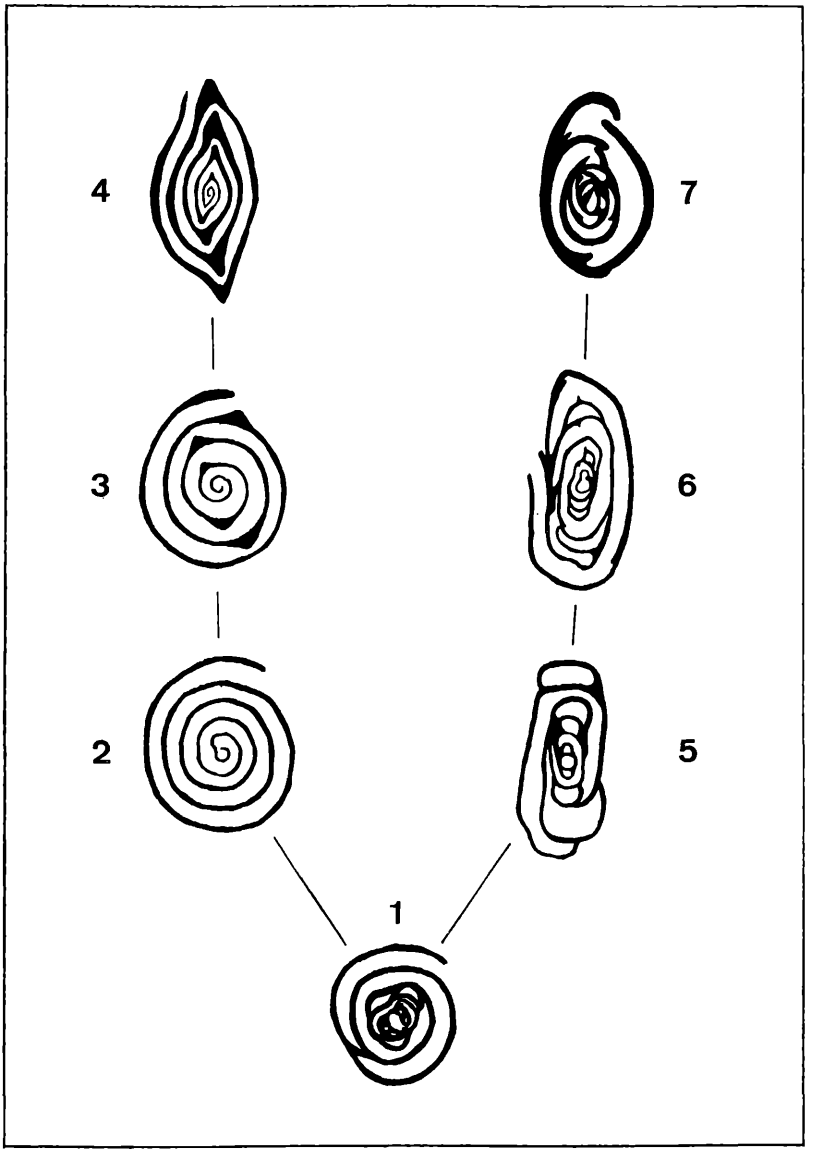
Abb. 2. Evolution der Fusulinina und Ableitung der Palaeotextulariina und Rotaliina im Paläozoikum und älteren Mesozoikum.

1. *Pseudoglomospira*
2. *Tournayella*
3. *Endothyra*
4. *Millerella*
5. *Rugofusulina*
6. *Palaeospiroplectammina*
7. *Palaeotextularia*
8. *Climacammina*
9. *Pseudotaxis*
10. *Tetrataxis*
11. *Diplotremina*
12. *Praegubkinella*

Durch diesen Stammbaum wird keine direkte Ableitung der einzelnen Gattungen und keine stratigraphische Reichweite impliziert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at





1950) immer an der Außenseite der Gehäusewand anzutreffen ist (vgl. Taf. 3, Fig. 2). Auch bei den Fusuliniden sensu stricto ist bei einigen Formen (z. B. *Fusulina*) innerhalb der Gehäusewand eine helle Schicht, die Diaphanothek, ausgebildet. Ob diese mit der pseudohyalinen Schicht der Tetrataxinen strukturell übereinstimmt, kann hier nicht geklärt werden. Bei den Schwageriniden ist eine Diaphanothek nicht mehr ausgebildet (vgl. Taf. 3, Fig. 1, 4).

Weiters bleibt die Frage offen, ob die Fusulinina mit Ende der Trias aussterben oder die Trias/Lias-Grenze überschreiten. Allein nach den Wandstrukturen könnten zahlreiche posttriadische Vertreter in diese Unterordnung gestellt werden. Ob jedoch phylogenetische Beziehungen dies bestätigen werden, mag die Zukunft zeigen. Posttriadische Foraminiferen mit ausschließlich sekretierter, karbonatischer, inaequigranulärer Wand könnten sich nämlich auch aus Textulariida mit karbonatischem Zement, die keine Fremdpartikel mehr einbauen, herleiten lassen. Für eine definitive Zuordnung ist also nicht allein die Wandstruktur ausschlaggebend, sondern es müssen immer die verwandtschaftlichen Beziehungen festgestellt werden.

Es ist bemerkenswert, daß in verschiedenen Abteilungen der Fusulinina immer wieder Tendenzen zu beobachten sind, die inaequigranuläre Struktur durch regulär angeordnete oder gleichgroße Kristalle zu ersetzen.

Subordo: MILIOLINA DELAGE & HEROUARD, 1896

Foraminiferen, deren Gehäusewand aus sekretierten, ungefähr gleichgroßen Kristallen besteht, die keine bevorzugte Orientierung aufweisen, werden in dieser Unterordnung vereinigt. In den letzten Jahren wurde gezeigt, daß auch in der Trias perforierte Angehörige dieser Unterordnung auftreten können (KOEHN-ZANINETTI & BRÖNNIMANN, 1968; BRÖNNIMANN et al., 1971).

---

Abb. 3. Evolution der Miliolina im Jungpaläozoikum und älteren Mesozoikum.

1. *Gordiospira*
2. *Cyclogyra*
3. *Eoophthalmidium*
4. *Ophthalmidium*
5. miliolide Foraminifere, deren Gehäusebau ähnlich dem der agglutinierenden Gattung *Agathammina* ist.
6. *Agathamminoides*
7. *Quinqueloculina*

Durch diesen Stammbaum wird keine direkte Ableitung der einzelnen Gattungen und keine stratigraphische Reichweite impliziert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wie im Kapitel über die Wandstrukturen erläutert wurde, brauchte nur die regelmäßige Verteilung der Kristallisationszentren bewirken, daß aus der inaequigranulären die miliolide Wandstruktur hervorging. Diese Prozesse dürften sich an der Wende vom Alt- zum Jungpaläozoikum abgespielt haben, wo die ersten Vertreter dieser Unterordnung bekannt wurden. Auch in der Gehäusemorphologie sind die primitiven Miliolina (z. B. *Hemigordius*) knäuelig aufgewundenen Vertretern der Fusulinina (z. B. *Pseudoglomospira*) sehr ähnlich, so daß verwandtschaftliche Beziehungen angenommen werden können (vgl. Abb. 2, 3). Ob alle milioliden Formen, die der Gattung *Hemigordius* zugeordnet wurden, durchgehend involut gebaut sind, wird hier angezweifelt. Triadische Miliolina mit knäuelförmig gewundenem Deuteroloculus müssen wegen ihrer evoluten Aufrollung eher zur Gattung *Gordiospira* gestellt werden (Taf. 11, Fig. 1). Die weitere Evolution in dieser Unterordnung verläuft ähnlich wie die der knäuelförmigen Fusulinina (vgl. Abb. 3). Durch einen Wechsel des Aufrollungsplanes entstand die planspirale Gattung *Cyclcgyra*. Aus ihr entwickelten sich im Laufe der Trias durch Einbau von Protosepten gekammerte, planspirale Formen, die der Gattung *Ophthalmidium* angehören (ZANINETTI & BRÖNNIMANN, 1969). Auch die quinqueloculinen Individuen, die erstmals in der Ober-Trias auftreten, lassen sich auf knäuelige Primitivformen zurückführen. ZANINETTI (1969) fand eine solche Übergangsform mit Protosepten in der Mitteltrias und belegte sie mit dem Namen *Agathamminoides*. Die Gattung *Agathammina*, bisher als Stammform der quinqueloculinen Milioliden gedeutet, ist nach den Untersuchungen der Autoren in die Gruppe der agglutinierenden Foraminiferen zu stellen (HOHENEGGER & PILLER, im Druck).

## Subordo: PALAEOTEXTULARIINA nova subordo

Vertreter der Foraminiferen mit zweischichtiger Gehäusewand, wobei die äußere Schicht inaequigranulär und die innere Lage hyalin-radiär ist, werden in dieser Unterordnung zusammengefaßt. Durch diese Konstruktion unterscheiden sich die Palaeotextulariina grundsätzlich von den anderen zweischichtigen Foraminiferen der Ordnung Tournayellida. Obwohl nur wenige Gattungen bekannt sind, muß aus oben erwähntem Grund eine eigene Unterordnung aufgestellt werden. Zum Unterschied von der „pseudo-hyalinen" Schicht bei einigen Vertretern der Fusulinina (vgl. Taf. 3, Fig. 2) ist die hyaline Schicht bei den Palaeotextularien deutlich radiär gebaut (vgl. Taf. 3, Fig. 5).

Die Ableitung dieser biserialen bis uniserialen Formen von tournayelliden-ähnlichen Fusulinina darf als gesichert angenommen werden (LIPINA, 1970; vgl. Abb. 2 in dieser Arbeit). Die Abstammung der Semitextulariidae von den Palaeotextulariiden, wie sie bei LOEBLICH & TAPPAN (1974) aufscheint, dürfte aus folgenden Gründen unwahrscheinlich sein: Die Semitextulariiden sind auf das Devon beschränkt, die ersten Palaeotextulariiden treten jedoch erst im Karbon auf. Wenn also überhaupt eine Beziehung der beiden Gruppen vorhanden sein sollte, müßte sie in umgekehrter Reihenfolge ablaufen. Außerdem scheint eine Klärung der Wandstrukturen bei den Semitextulariiden notwendig zu sein. Es werden nämlich bisher sehr unterschiedliche Ansichten vertreten, wobei einige Autoren die Wände als grobkörnig-agglutinierend (CUSHMAN, 1950) oder mikro- bis feingranulär bezeichnen (POKORNY, 1958; LOEBLICH & TAPPAN, 1964), andere wieder die Meinung vertreten, daß die Wände hyalin seien (RAUZER-CHERNOUSOVA & FURSENKO, 1959). Nur Untersuchungen an gut erhaltenem Material können zur Lösung dieses Problems beitragen.

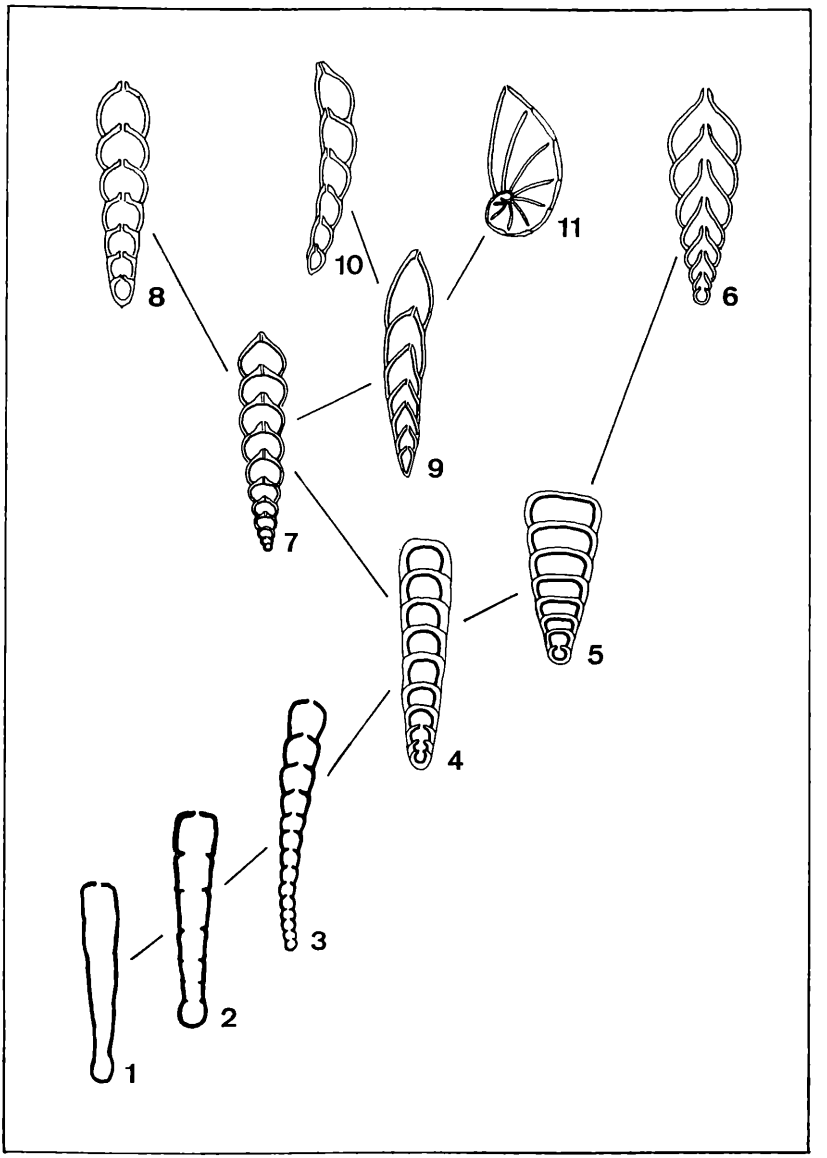
Subordo: LAGENINA DELAGE & HEROUARD, 1896 (nomen correctum pro Lagenidae DELAGE & HEROUARD, 1896, S. 136)

Die Diagnose dieser Unterordnung kann sich nicht nur allein auf die Wandstruktur stützen, sondern es müssen auch die verwandtschaftlichen Beziehungen in Betracht gezogen werden. Die Gehäusewand dieser Foraminiferen ist primär zweischichtig, mit einer äußeren hyalin-radiären oder hyalin-granulären Schicht und einer inneren inaequigranulären Lage. Im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung ging die innere, inaequigranuläre Schicht verloren. Die Gehäuse sind primär mehrkammerig und geradegestreckt, später planspiral eingerollt. Als Besonderheit können einige Vertreter eine Aufrollung um eine Längsachse zeigen, wobei der Winkel zwischen den nachfolgenden Kammern unterschiedlich groß sein kann. Im Laufe der Evolution entstanden aus nichtlamellaren Formen lamellare Individuen, wobei alle Übergänge im Lamellenbau beobachtet werden können. Bei den lamellaren Formen sind Poren entwickelt, die einen geringen Durchmesser haben und in der Wand unregelmäßig verteilt sind.

Die Basisgruppen der Lagenina sind bei den Fusulinina zu suchen. CUMMINGS (1955) vertritt die Meinung, daß eingerollte Endothyren die Ahnformen darstellen und aus ihnen hervorgegangene zweischichtige Nodosinellen mit einer inneren hyalinen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at





Schicht die Basisformen dieser Gruppe sind. Von SELLIER DE CIVRIEUX & DESSAUVAGIE (1965) wird das Auftreten einer inneren hyalinen Schicht bei den Nodosinellen geleugnet. Obgleich LOEBLICH & TAPPAN (1964, S. C323) bei der Diagnose der Unterfamilie Nodosinellinae sich besonders auf diese innere fibröse Lage beziehen, ist bei einer der wichtigsten Gattungen dieser Gruppe, bei *Lunucammina* (=*Geinitzina*), die hyalin-radiäre Schicht außen anzutreffen (vgl. C325). Auch bei den mit den „Nodosinellen" nahe verwandten Colanielliden ist die äußere Lage hyalin-radiär. Viele jungpaläozoische Lagenina haben diese Schicht gleichfalls außen, so daß die Ableitung der Unterordnung Lagenina von Formen mit innerer hyaliner Schicht nicht gerechtfertigt erscheint. Die ältesten Lagenina, die obiger Diagnose entsprechen, treten im Oberdevon auf (*Geinitzina*) und lassen sich gleichfalls nur schwer aus den karbonischen Endothyren herleiten. Viel wahrscheinlicher dürfte eine Ableitung dieser geradegestreckten, mehrkammerigen Formen aus den gleichfalls geradegestreckten, uniserialen Earlandinitinen sein (vgl. Abb. 4). Dadurch scheint aber auch keine irgend geartete phylogenetische Verbindung zu anderen Foraminiferen mit hyaliner Wandstruktur zu bestehen, so daß das Aufstellen einer eigenen Unterordnung gerechtfertigt erscheint. Auch die planspiral eingerollten Formen lassen sich aus den geradegestreckten Individuen ableiten. Die Einrollung dürfte jedoch erst im Perm stattgefunden haben (vgl. REJTLINGER, 1965). Verwandtschaftliche Beziehungen dieser planspiralen Formen zu den Loeblichiiden sind aus der Luft gegriffen. Da von den wenigen Gattungen letztgenannter Familie die unterkarbonische *Loeblichia*, die devonische *Nanicella* und die gleichfalls devonische *Rhenothyra* eher zu den Endothyren zu stellen sein

---

Abb. 4. Evolution der geradegestreckten Fusulinina und Ableitung und Evolution der Lagenina im Paläozoikum und älteren Mesozoikum.

1. *Earlandia*
2. *Paratikhinella*
3. *Earlandinita*
4. *Spandelina*
5. *Geinitzina*
6. *Ichthyolaria*
7. *Protonodosaria* mit innerer inaequigranulärer Schicht
8. *Protonodosaria* ohne inaequigranuläre Schicht
9. *Prodentalina* mit innerer inaequigranulärer Schicht
10. *Prodentalina* ohne inaequigranuläre Schicht
11. „*Astacolus*"

Durch diesen Stammbaum wird keine direkte Ableitung der einzelnen Gattungen und keine stratigraphische Reichweite impliziert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dürften, bleiben nur die oberpermischen Gattungen *Eocristellaria* und *Robuloides* übrig, die nach obiger Diagnose echte Lagenina sind und in der Evolution ebenfalls in diese Unterordnung passen.

Parallel zum Verlust der inaequigranulären Schicht entwickelten sich vom Perm bis in den Lias aus den nichtlamellaren Wänden lamellare Gehäuse. Wie NORLING (1968) bemerkt, können bei liassischen Formen hyalin-radiäre und hyalin-granuläre Wandstrukturen nebeneinander auftreten. Welche von beiden primär ist, müßte durch Untersuchungen der Ultrastrukturen an paläozoischem Material festgestellt werden. In der Trias dominiert der hyalin-radiäre Typ (Taf. 7, Fig. 2—4), die hyalin-granuläre Struktur ist auf die Skulpturelemente beschränkt (vgl. Taf. 7, Fig. 2).

Bemerkenswert für diese Gruppe ist außerdem das Auftreten komplizierter Gehäusetypen am Beginn ihrer phylogenetischen Entwicklung (*Colaniella*, *Multiseptida*) im Devon. Die für die Lagenina typischen radiären Mündungen werden auf eine Reduktion solch komplizierter Gehäusestrukturen zurückgeführt (BROTZEN, 1963).

Subordo: SPIRILLININA nova subordo

Wie bei den Lagenina ist auch hier die Wandstruktur nur in Verbindung mit der Gehäusemorphologie und den phylogenetischen Zusammenhängen von diagnostischem Wert.

Die Wandstruktur bei frühen Vertretern dieser Unterordnung ist zweischichtig, mit einer inneren inaequigranulären und einer äußeren hyalin-radiären Schicht (vgl. Taf. 8, Fig. 1, 2). Im Laufe des Paläozoikums ging die innere Schicht verloren (vgl. Taf. 8, Fig. 3, 4). Die Gehäuse sind im allgemeinen zweikammerig, mit einem kugelförmigen Proloculus und einem röhrenförmigen Deuteroloculus. Dieser kann strepto-, plan- oder trochospiral aufgewunden sein. Protosepten und echte Septen treten entwicklungsgeschichtlich sehr spät (Kreide) bei wenigen Formen auf. Die zahlreichen Poren sind im Durchmesser größer als die der Lagenina.

In der äußeren Morphologie sind die ältesten Vertreter dieser Gruppe (*Brunsia*), die im Unterkarbon auftreten, den devonischen Pseudoglomospiren sehr ähnlich (vgl. Abb. 5). Eine direkte Verwandtschaft ist somit wahrscheinlich. Im Karbon und Perm treten mehr oder minder involute Formen auf, die ebenso wie *Brunsia* zweischichtig sind (*Eclasiodiscus*, *Archaediscus*). Die Zweischichtigkeit ging im jüngeren Perm verloren und es er-

schienen involute („*Involutina*") und evolute (*Spirillina*) Formen, aus denen sich in der Trias trochospirale Individuen entwickelten (*Turrispirillina*, *Trocholina*; vgl. Abb. 5). Hochkomplizierte Formen mit im Kammerlumen eingebauten Pfeilern sind auf die Obertrias beschränkt (*Triasina*). In der Kreide erlosch der Zweig der involuten Formen (*Involutina*, *Trocholina*), aus den Spirillinen entwickelten sich gleichzeitig die ersten gekammerten Individuen (*Patellina*).

Die von WOOD (1949) postulierte Wandstruktur der Spirillininen, aus einem einzigen oder wenigen Kristallen bestehend, ist seitdem durch die gesamte Foraminiferenliteratur zu verfolgen. Nur REISS (1963) bemerkte, daß WOOD einer „diagenetischen Illusion" erlegen sein könnte. Tatsächlich können bei Foraminiferen mit aragonitischen Wänden unterschiedliche diagenetische Veränderungen eintreten, so daß die Originalstruktur aus Aragonitkristallen nicht mehr erkennbar ist, wie dies bei obertriadischen Involutinen von HOHENEGGER & PILLER (1975) gezeigt wurde.

Subordo: ROTALIINA DELAGE & HEROUARD, 1896

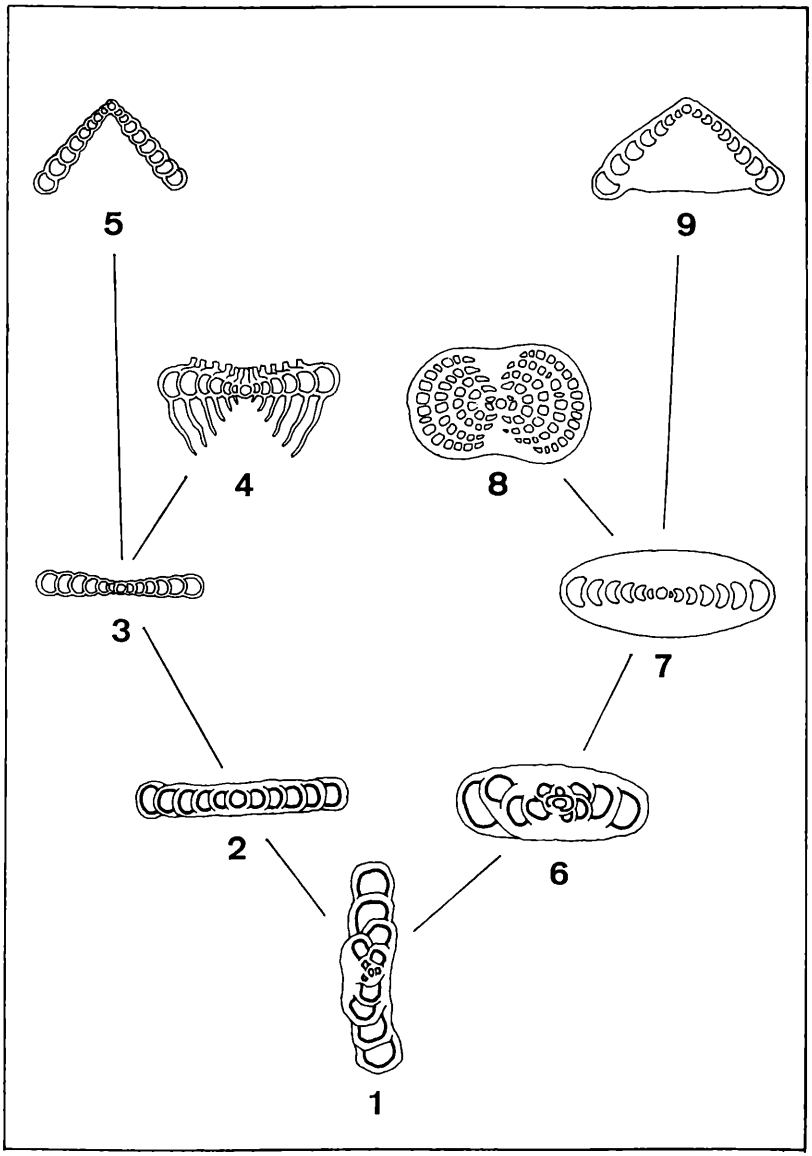
Für eine Diagnose dieser Gruppe ist nicht nur die Wandstruktur, sondern auch die Entwicklungsgeschichte von Bedeutung. Mehrkammerige Foraminiferen mit primär trochospiraler Aufrollung und hyalin-granulären oder hyalin-radiären Wänden sind in diese Unterordnung zu stellen. Die immer vorhandenen Poren können vielgestaltig sein und unterschiedliche Größen im Durchmesser aufweisen. Entwicklungsgeschichtlich ältere, nichtlamellare Gehäuse werden im Laufe der Evolution durch lamellare Gehäuseformen ersetzt. Aus den trochospiralen Individuen entwickelten sich mannigfaltige Gehäuse.

Erste Vertreter dieser Unterordnung, die obiger Diagnose entsprechen, sind aus der Obertrias bekannt geworden (FUCHS, 1967) und wurden zu einer Familie (Oberhauserellidae FUCHS, 1970) zusammengefaßt. In ihrer Morphologie lassen sie sich von Formen ableiten, die den Duostominiden angehören (Abb. 2).

Während alle bisher untersuchten Individuen der Familie Duostominidae eine inaequigranuläre Wandstruktur besitzen (Taf. 5, Fig. 2, 4) und somit in die Unterordnung der Fusulinina fallen, treten bei den Oberhauserelliden eine hyalin-radiäre (FUCHS, 1969; vgl. Taf. 6, Fig. 2 in dieser Arbeit) und eine hyalin-granuläre Wand auf (Taf. 6, Fig. 3, 4). In den morphologischen Übergangsformen von *Diplotremina* zu den Oberhauserelliden muß dieser Wechsel in der Wandstruktur zu finden sein. Hier sind gleichfalls Formen mit zweischichtigen Wänden zu erwarten. Derartige

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at





Individuen, bei denen eine Zweischichtigkeit zu erwarten wäre, wurden aber noch nicht untersucht. In karnischen (=basale) Obertrias) Gesteinsdünnschliffen wurde zwar eine zweischichtige Form beschrieben (KOEHN-ZANINETTI, 1969), wobei die äußere Lage „mikrogranulär" und die innere hyalin-radiär ist, doch dies soll noch nicht als Beweis für einen Wechsel, der in dieser Form stattfindet, angesehen werden. Erst Untersuchungen an zahlreichen Exemplaren könnten dies bestätigen.

Im Obertrias/Lias-Bereich haben sich aus den Oberhauserelliden ein Großteil der von LOEBLICH & TAPPAN (1974) unterschiedenen Überfamilien der Rotaliina entwickelt. Durch die geringe Kenntnis liassischer Rotaliina kann jedoch eine dezidierte Ableitung der Überfamilien nicht durchgeführt werden. Nach dem Stammbaum bei LOEBLICH & TAPPAN (1974) lassen sich nur die Cassidulinaceen und Nonionaceen nicht direkt von den Oberhauserelliden ableiten. Beide Überfamilien sollen von den anderen durch die hyalin-granuläre Struktur unterschieden sein. Da jedoch bei den Oberhauserelliden ebenfalls hyalin-granuläre Wände auftreten, ist kein Grund mehr gegeben, diese beiden Überfamilien aus anderen Wurzelgruppen zu beziehen, so daß die Rotaliina tatsächlich eine phylogenetisch einheitliche Gruppe bilden.

In allen Unterordnungen der Tournayellida können sessile Formen auftreten, deren Gestalt sehr heterogen ist und aus diesem Grund den Diagnosen der Gehäusemorphologie in den einzelnen Unterordnungen nicht immer entsprechen muß.

## Anhang

Hier soll eine kurze Übersicht über das in dieser Arbeit aufgestellte System gegeben werden, wobei für die einzelnen Gruppen deren stratigraphische Reichweite angegeben wird (vgl. Abb. 6).

---

Abb. 5. Evolution der Spirillinina im Jungpaläozoikum und älteren Mesozoikum.

1. *Brunsia*
2. *Eolasiodiscus*
3. *Spirillina*
4. *Lasiodiscus*
5. *Turrispirillina*
6. *Archaediscus*
7. „*Involutina*"
8. *Triasina*
9. *Trocholina*

Durch diesen Stammbaum wird keine direkte Ableitung der einzelnen Gattungen und keine stratigraphische Reichweite impliziert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



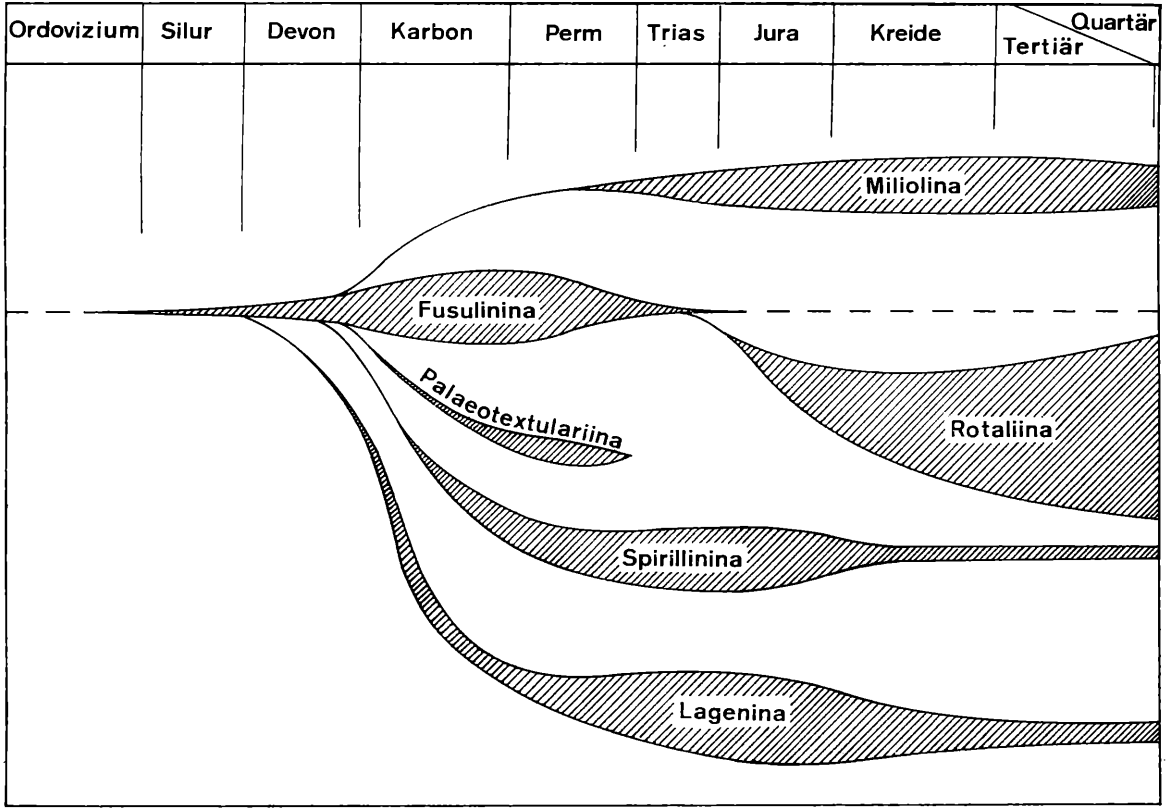



Abb. 6. Stammbaum der Tournayellida.

Bei den Allogromiida und Textulariida wurde vorläufig noch keine weitere Untergliederung vollzogen. Auch bei den einzelnen Unterordnungen der Tournayellida können die Überfamilien erst durch detaillierte Untersuchungen der Wandstrukturen und der Phylogenie festgelegt werden.

Subclassis FORAMINIFERA EICHWALD, 1830

Ordo ALLOGROMIIDA HARTOG, 1906
(Kambrium? — Rezent)
Ordo TEXTULARIIDA LANKESTER, 1885
(Kambrium — Rezent)
Ordo TOURNAYELLIDA HOHENEGGER & PILLER, 1975
(Ordovizium — Rezent)

Subordo FUSULININA WEDEKIND, 1937
(Ordovizium — Trias, Rezent?)
Subordo LAGENINA DELAGE & HEROUARD, 1896
(Devon — Rezent)
Subordo MILIOLINA DELAGE & HEROUARD, 1896
(Karbon — Rezent)
Subordo PALAEOTEXTULARIINA HOHENEGGER & PILLER, 1975
(Karbon — Perm)
Subordo SPIRILLININA HOHENEGGER & PILLER, 1975
(Karbon — Rezent)
Subordo ROTALIINA DELAGE & HEROUARD, 1896
(Trias — Rezent)

## Literatur

BANNER, F. T. & G. V. WOOD, 1964: Recrystallization in microfossiliferous limestones. — Geol. J., *4*, 1, 21—34, 1 Abb., 6 Taf., Liverpool.

BATHURST, R. G. C., 1971: Carbonate sediments and their diagenesis. — 620 S., 359 Abb., Amsterdam — London — New York (Elsevier).

BELLEMO, S., 1974: Ultrastructures in recent radial and granular calcareous foraminifera. — Bull. geol. Instn. Univ. Uppsala, N. S., *4*, 7, 117—124, 1 Abb., 6 Taf., Uppsala.

BLACKMON, P. D. & R. TODD, 1959: Mineralogy of some foraminifera as related to their classification and ecology. — J. Paleont., *33*, 1, 1—15, 1 Abb., Tulsa (Oklahoma).

BRÖNNIMANN, P., L. ZANINETTI, F. BOZORGNIA, G. R. DASHTI & A. MOSHTAGHIAN, 1971: Lithostratigraphy and foraminifera of the Upper Triassic Naiband Formation, Iran. — Rev. Micropaléont., *14*, 5, 7—16, 6 Abb., 1 Taf., Paris.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

BROTZEN, F., 1963: Evolutionary trends in certain calcareous foraminifera on the palaeozoic — mesozoic boundary. — In: KOENIGSWALD, G. H. R. von, J. D. EMEIS, W. L. BUNING & C. W. WAGNER (ed.): Evolutionary trends in foraminifera, 66—78, 6 Abb., Amsterdam — London — New York (Elsevier).

CUMMINGS, R. H., 1955: *Nodosinella* BRADY, 1876, and associated Upper Palaeozoic genera. — Micropaleontology, *1*, 3, 221—238, 10 Abb., 1 Taf., New York.

CUSHMAN, J. A., 1950: Foraminifera. Their classification and economic use. — 605 S., 9 Abb., 86 Taf., Cambridge (Mass.) (Harvard University Press).

DELAGE, Y. & E. HEROUARD, 1896: Traité de zoologie concrète. Tome I. La cellule et le protozoaires. — 584 S., 870 Abb., Paris (Reinwald).

FOLK, R. L., 1965: Some aspects of recrystallization in ancient limestones. — In: PRAY, L. C. & R. C. MURRAY (ed.): Dolomitization and limestone diagenesis. — Soc. Econ. Paleont. Mineral., Spec. Publ., *13*, 14—48, 14 Abb., Tulsa (Oklahoma).

FUCHS, W., 1967: Über Ursprung und Phylogenie der Trias-„Globigerinen" und die Bedeutung dieses Formenkreises für das echte Plankton. — Verh. Geol. B.-A., *1967*, 135—176, 3 Abb., 8 Taf., Wien.

— 1969: Zur Kenntnis des Schalenbaues der zu den Trias-„Globigerinen" zählenden Foraminiferengattung *Praegubkinella*. — Verh. Geol. B.-A., *1969*, 2, 158—167, 1 Abb., 3 Taf., Wien.

— 1970: Eine alpine, tiefliassische Foraminiferenfauna von Hernstein in Niederösterreich. — Verh. Geol. B.-A., *1970*, 1, 66—145, 2 Abb., 10 Taf., Wien.

GLAESSNER, M. F., 1945: Principles of micropaleontology. — 296 S., 64 Abb., 14 Taf., New York (J. Wiley).

HANSEN, H. J., 1972: Two species of foraminifera of the genus *Turrilina* with different wall structure. — Lethaia, *5*, 39—45, 7 Abb., Oslo.

HANSEN, H. J. & E. HANZLIKOVA, 1974: Ultrastructure of some siliceous foraminiferida. — Rev. Espanola Micropaleont., *6*, 3, 447—466, 6 Taf., Madrid.

HARTOG, M., 1906: Protozoa. — In: HARMER, S. F. & A. E. SHIPLEY (ed.): The Cambridge Natural History I., 1—162, 62 Abb., London (Macmillan).

HENEGGER, J. & W. PILLER, 1975: Diagenetische Veränderungen bei obertriadischen Involutinidae (Foraminifera). — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., *1975*, 1, 26—39, 3 Abb., Stuttgart.

— im Druck: Ökologie und systematische Stellung der Foraminiferen im gebankten Dachsteinkalk (Obertrias) des nördlichen Toten Gebirges (Oberösterreich). — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 18, Amsterdam.

KOEHN-ZANINETTI, L., 1969: Les Foraminifères du Trias de la région de l'Almtal (Haute-Autriche). — Jb. Geol. B.-A., Sdbd. *14*, 1—155, 44 Abb., 12 Taf., Wien.

KOEHN-ZANINETTI, L. & P. BRÖNNIMANN, 1968: Sur la présence de Foraminifères porcelanés perforés dans le Trias alpin. — Riv. Ital. Paleont., *74*, 4, 1057—1062, 1 Abb., 1 Taf., Milano.

KRISTAN-TOLLMANN, E., 1964: Die Foraminiferen aus den rhätischen Zlambachmergeln der Fischerwiese bei Aussee im Salzkammergut. — Jb. Geol. B.-A., Sdbd. *10*, 189 S., 6 Abb., 39 Taf., Wien.

LANKESTER, E. R., 1885: Protozoa. — In: The Encyclopaedia Britannica, ed. 9, *19*, 830—866.

LE CALVEZ, J., 1953: Ordre des Foraminifères. — in: GRASSE, J.-P. (ed.): Traité de Zoologie. Tome I, 2, 149—265, 75 Abb., Paris (Masson).

LIPINA, O. A., 1965: Sistematika Turnejellid. — Akad. Nauk SSR, Geol. Inst., Trudy *130*, 116 S., 4 Abb., 24 Taf., Moskva.

— 1970: Evoljuciju dvurjudnykh prjumolinejnykh rannekamennougol' nykh foraminifer. — Vopr. Mikropaleont., *13*, 3—29, 7 Abb., 2 Taf., Moskva.

LOEBLICH, A. R. & H. TAPPAN, 1964: Protista 2. — In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, *C*, 900 S., 653 Abb., New York.

— — 1974: Recent advances in the classification of the Foraminiferida. — In: HEDLEY, R. H. & C. G. ADAMS (ed.): Foraminifera I., 1—53, 1 Abb., London — New York (Academic Press).

MAMET, B. L., 1974: Taxonomic note on carboniferous foraminifera. — J. Foram. Res., *4*, 4, 200—204, Lawrence.

MURRAY, J. W., 1973: Wall structure of some agglutinated Foraminiferida. — Palaeontology, *16*, 777—786, 2 Taf., London.

NORLING, E., 1968: On liassic nodosariid foraminifera and their wall structures. — Sver. Geol. Unders. C, 623, Ars., *61*, 8, 1—75, 12 Abb., 8 Taf., Stockholm.

D'ORBIGNY, A. D., 1826: Tableau méthodique de la classe de Céphalopodes. — Ann. Sci. Nat., 1, *7*, 245—314; Atlas, 8 Taf., Paris (Crochard).

POKORNY, V., 1958: Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie. Bd. I. — XII + 582 S., 549 Abb., Berlin (DVW).

RAUZER-CHERNOUSOVA, D. M. & A. V. FURSENKO, 1959: Obshchaja chast'. Prostejshie. — Osnovy paleontologii, Izdatel'stvo Akad. Nauk SSSR, 482 S., 1096 Abb., 15 Abb., Moskva.

REISS, Z., 1963: Reclassification of perforate foraminifera. — Ministry Develop. Geol. Surv., Bull., *35*, 1—111, 8 Taf., Jerusalem.

REJTLINGER, E. A., 1950: Foraminiferi srednekamennougolnich otzlozhenii zentralnoi tschasti Russkoi Platformi. — Trudy Inst. geol. Nauk AN SSSR, *126*, 1—126, 15 Abb., 22 Taf., Moskva.

— 1965: Razvitie foraminifer v pozdnepermskuju i rannetriasovuju èpokhi

na territorii zakavkaz'ju. — Vopr. Mikropaleont., *9*, 45—70, 4 Abb., 2 Taf., Moskva.

REUSS, A. E., 1862: Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen. — Sitzber. kaiserl. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Cl., *44* (1861), 355—396, Wien.

SELLIER DE CIVRIEUX, J. M. & T. F. J. DESSAUVAGIE, 1965: Reclassification de quelques Nodosariidae particulièrement du Permien au Lias. — Maden Tetkik ve Arama Enstitüsü Yayinlarindan (Publ. Inst. Etud. Rech. Min. Turquie), *124*, 229 S., 27 Abb., 25 Taf., Ankara.

SIGAL, J., 1952: Ordre des Foraminifera. — In: PIVETEAU, J. (ed.): Traité de Paléontologie. Tome I., 133—301, 117 Abb., 29 Taf., Paris (Masson).

TOWE, K. M. & R. CIFELLI, 1967: Wall ultrastructure in the calcareous foraminifera: crystallographic aspects and a model for calcification. — J. Paleont., *41*, 3, 742—762, 13 Taf., Tulsa (Oklahoma).

WOOD, A., 1949: The structure of the wall of the test in the foraminifera; its value in classification. — Geol. Soc. London, Quart. J., *104* (1948), 229—255, 3 Taf., London.

ZANINETTI, L., 1969: *Agathamminoides* gen. n., un nouveau genre de Foraminifères du Trias alpin. Note rectificatrice. — Riv. Ital. Paleont., *75*, 4, 697—704, 3 Abb., Milano.

ZANINETTI, L. & P. BRÖNNIMANN, 1969: Sur la présence d'un Foraminifère nouveau, *Ophthalmidium tori* sp. n., dans le Carnien supérieur de Vénétie (Italie). — Riv. Ital. Paleont., *75*, 4, 705—724, 7 Abb., Milano.

---

Tafel 1. *Ammobaculites rhaeticus* KRISTAN-TOLLMANN

Fig. 1. Gesamtansicht. — Obernor, Steinbergkogel bei Hallstatt (OÖ.), Mergelzwischenlage im Hallstätterkalk. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 52×.

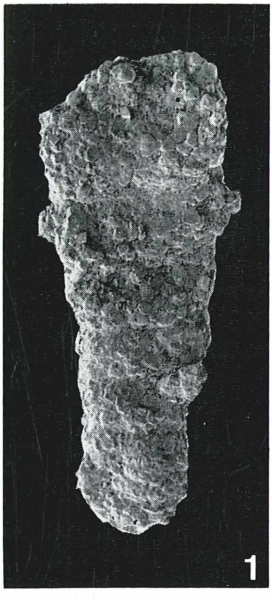
Fig. 2. Gerichteter Dünnschliff. Große Einzelkörner bilden die Gehäusewand, die sehr lichtdurchlässig erscheint. Die Dicke der Wand entspricht dem Durchmesser der großen Körner. Kammerlumina sind mit kalzitischem Zement gefüllt. — Rhät, Fischerwiese bei Aussee (Stmk.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. Durchlichtaufnahme bei normalem Licht, Vergrößerung: 106×.

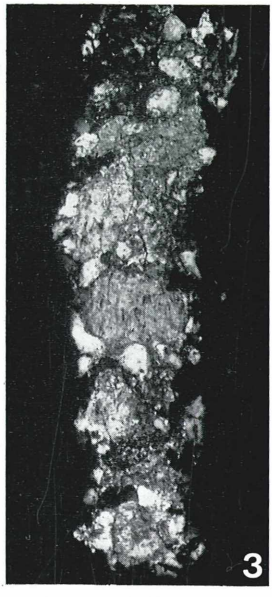
Fig. 3. Gleiches Objekt wie in Fig. 2 unter polarisiertem Licht. Auslöschungserscheinungen sind bei den großen Körnern deutlich sichtbar.

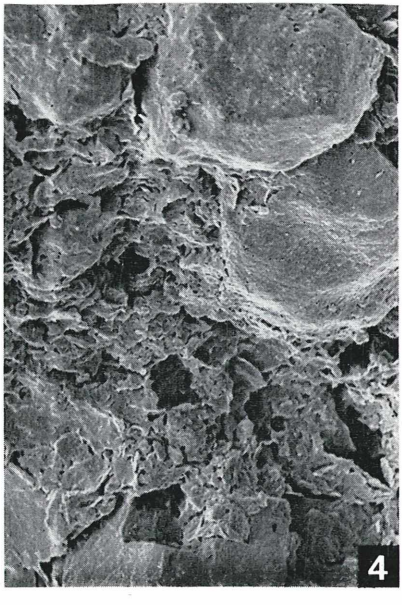
Fig. 4. Gehäuseoberfläche. Das für agglutinierende Foraminiferen typische Bild zeigt große, detritische Partikel, zwischen denen sich plättchenförmiges Material befindet. Ob diese plättchenförmigen Komponenten agglutiniert oder sekretiert sind, kann nicht entschieden werden. An den großen, agglutinierten Teilchen und zwischen den plattigen Elementen sind wellig-flächige Häutchen zu beobachten, die wahrscheinlich organische Substanz darstellen. — Obernor, Steinbergkogel bei Hallstatt (OÖ.), Mergelzwischenlage im Hallstätterkalk. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 1045×.

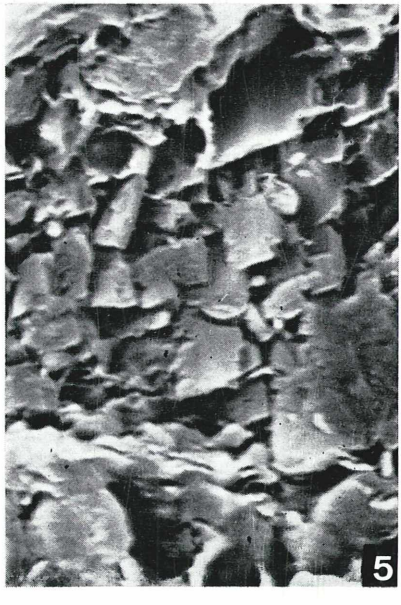
Fig. 5. Detailaufnahme der plättchenförmigen Elemente an einem aufgebrochenen Exemplar. — Obernor, Steinbergkogel bei Hallstatt (OÖ.), Mergelzwischenlage im Hallstätterkalk. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 5637×.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at





©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel 2. „*Endothyranella*" *eumorpha* (KRISTAN-TOLLMANN)

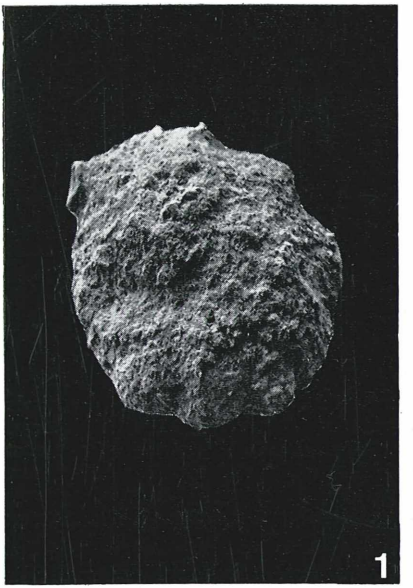
Fig. 1. Gesamtansicht. Diese Foraminifere wurde ursprünglich (KRISTAN-TOLLMANN, 1964) als agglutinierend beschrieben und mit dem Gattungsnamen *Ammobaculites* belegt. Aufgrund der Wandstrukturen muß sie jedoch zu den Fusulinina gestellt werden. Eine eindeutige Zuordnung zu bisher aufgestellten Gattungen ist wegen der Mündungsform und des Gehäusebaues nicht möglich, am ehesten würde die Diagnose der Gattung *Endothyranella* bei LOEBLICH & TAPPAN (1964) auf sie zutreffen. — Obernor, Roßmoosgraben bei Bad Goisern (OÖ.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 37×.

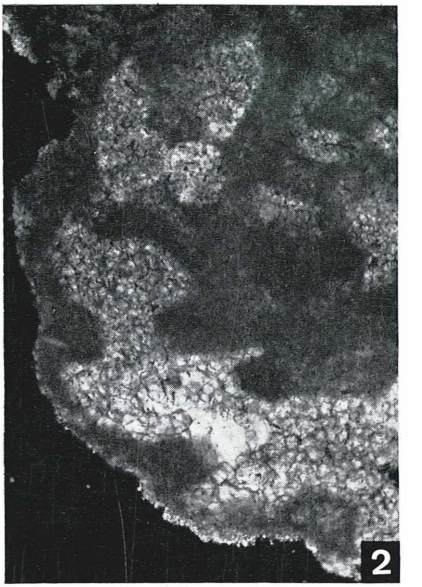
Fig. 2. Gerichteter Dünnschliff. Im Gegensatz zu Taf. 1, Fig. 2 und 3 zeigt die Gehäusewand das für Vertreter der Fusulinina typische Erscheinungsbild (vgl. Taf. 3, Fig. 3; Taf. 4, Fig. 2; Taf. 5, Fig. 2). Durch die areal-zentrale Lage der Mündung bereits im eingerollten Teil des Gehäuses wird ein Schliffbild hervorgerufen, das dem der echten Endothyranellen unähnlich ist. — Obernor, Steinbergkogel bei Hallstatt (OÖ.), Mergelzwischenlage im Hallstätterkalk. Material HOHENEGGER. Durchlichtaufnahme bei polarisiertem Licht, Vergrößerung: 106×.

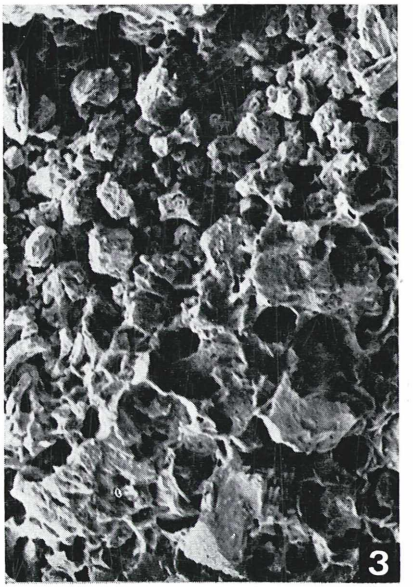
Fig. 3. Gehäusewand bei einem angeschliffenen und stark geätzten Exemplar. Durch das Ätzen gingen die kleinen Kristalle verloren und es blieben nur die größeren Körner übrig. Deutlich ist die organische Hülle, welche die Körner umgibt, zu sehen. Aus diesem Grund ist es unmöglich, daß die großen Kristalle durch Kornvergrößerung während der Diagenese entstanden sind. — Obernor, Roßmoosgraben bei Bad Goisern (OÖ.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 1430×

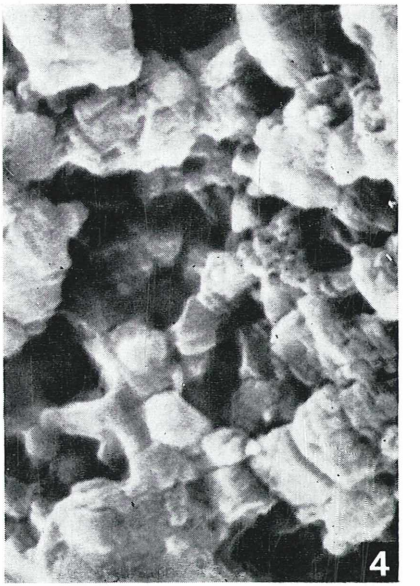
Fig. 4. Detailaufnahme der Wandstruktur bei einem aufgebrochenen Exemplar. Typisches Erscheinungsbild der inaequigranulären Wand. Sie besteht aus ungleich großen, nicht orientierten, teilweise rhomboedrischen Kristallen. Durch die regellose Anordnung sind zwischen den Kristallen häufig Hohlräume zu beobachten. — Obernor, Roßmoosgraben bei Bad Goisern (OÖ.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 11.275×.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel 4.

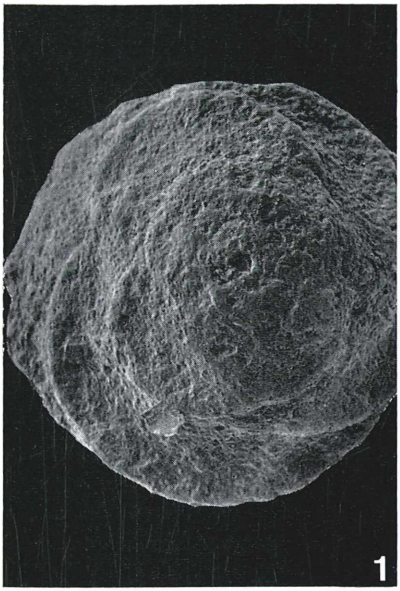
Fig. 1. *Pseudotaxis humilis* (KRISTAN). Gesamtansicht. — Obernor, Plackles bei Grünbach (NÖ.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 132 ×.

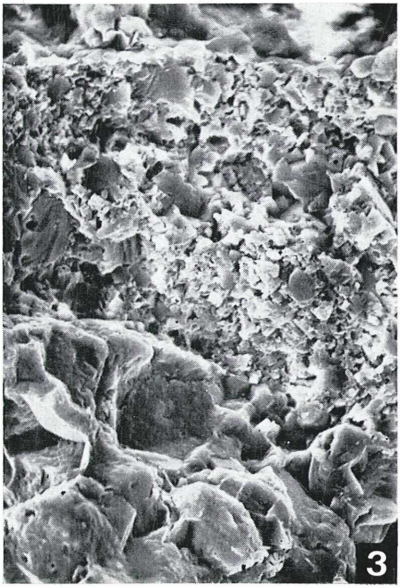
Fig. 2. *Pseudotaxis inflata* (KRISTAN). Gerichteter Dünnschliff. Im Gegensatz zu den Tetrataxinen ist bei der Gattung *Pseudotaxis* nur eine inaequigranuläre Schicht ausgebildet. — Obernor, Großer Zlambachgraben bei St. Agatha (OÖ.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. Durchlichtaufnahme bei normalem Licht, Vergrößerung: 106 ×.

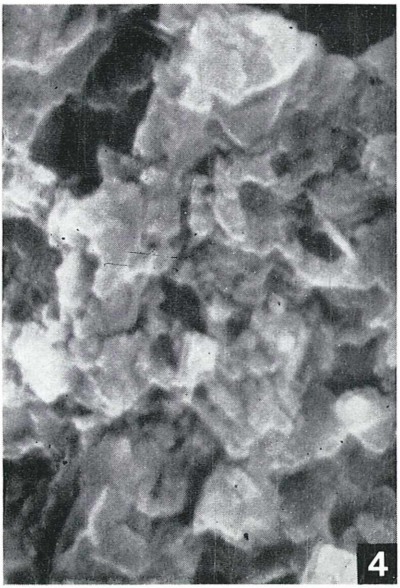
Fig. 3. *Pseudotaxis humilis* (KRISTAN). Aufgebrochenes Gehäuse. Die größeren Kristalle der inaequigranulären Wand zeigen vielfach Bruchflächen. Im Gegensatz zur Kammerausfüllung (im Bild unten) sind die Kristalle kleinkörnig und locker gepackt. — Obernor, Plackles bei Grünbach (NÖ.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 1128 ×.

Fig. 4. Detailaufnahme aus Fig. 3. Die inaequigranuläre Struktur ist mit der von Endothyranella (Taf. 2, Fig. 4) vergleichbar. — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 11.275 ×.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at





©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel 5.

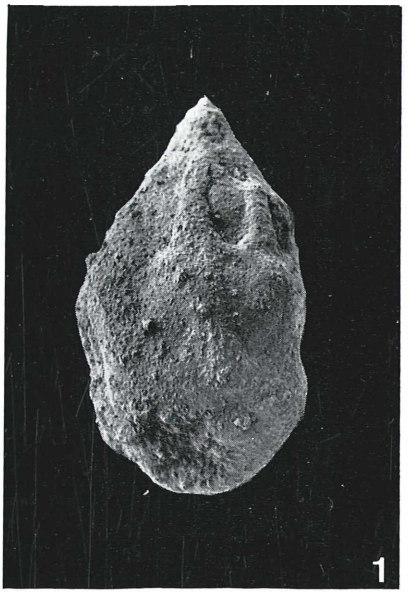
Fig. 1. *Variostoma pralongense* KRISTAN-TOLLMANN. Gesamtansicht. — Unterkarn, Sett-Sass-Scharte bei St. Cassian (Südtirol), Cassianer Schichten. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 67 ×.

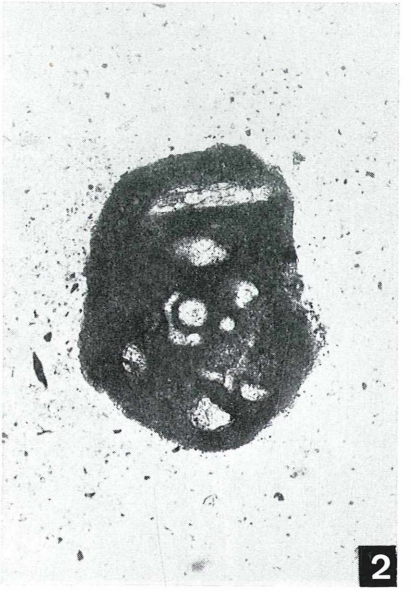
Fig. 2. *Duostomina alta* KRISTAN-TOLLMANN. Gerichteter Dünnschliff. In diesem Schliff wird das für die Vertreter der Fusulinina typische dunkle, feinkörnige Erscheinungsbild deutlich sichtbar. — Unterkarn, Seelandgraben (Südtirol), Cassianer Schichten. Material HOHENEGGER. Durchlichtaufnahme bei normalem Licht, Vergrößerung: 106 ×.

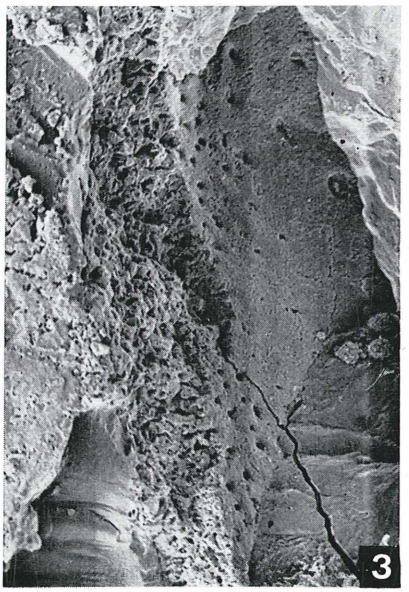
Fig. 3. *Variostoma pralongense* KRISTAN-TOLLMANN. Aufgebrochenes Gehäuse mit freiem Kammerlumen. Neben der inaequigranulären Struktur, die an den Bruchstellen zu sehen ist, müssen die deutlichen Poren hervorgehoben werden, die auf bestimmte Areale verteilt sind. — Unterkarn, Sett-Sass-Scharte bei St. Cassian (Südtirol), Cassianer Schichten. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 715 ×

Fig. 4. *Variostoma pralongense* KRISTAN-TOLLMANN. Detailaufnahme der Wandstruktur bei einem aufgebrochenen Exemplar. Bei diesen hochentwickelten Vertretern der Fusulinina zeichnet sich die Tendenz zur Verringerung der Kristallgröße ab. Trotzdem weisen die Kristalle eine lockere Packung auf und durch die vorhandenen Hohlräume wird das im Durchlicht dunkle Bild bewirkt (vgl. Fig. 2). — Unterkarn, Sett-Sass-Scharte bei St. Cassian (Südtirol), Cassianer Schichten. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 11.275 ×.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel 6.

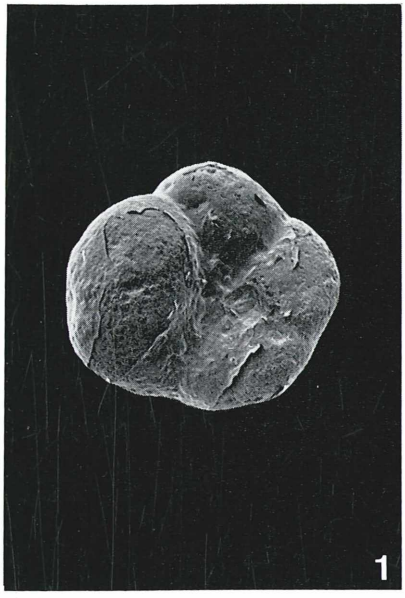
Fig. 1. *Oberhauserella quadrilobata* FUCHS. Gesamtansicht. — Rhät, Fischerwiese bei Aussee (Stmk.), Zlambachmergel. Material PISTOTNIK. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 130 ×

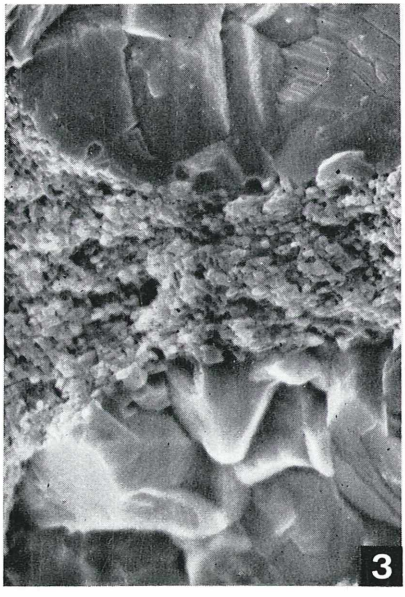
Fig. 2. *Praegubkinella turgescens* FUCHS. Gehäusewand bei einem angeschliffenen und stark geätzten Exemplar. Die länglichen Kristalleinheiten stehen senkrecht auf die Gehäuseoberfläche, wodurch das für die hyalin-radiäre Wandstruktur typische Erscheinungsbild gegeben ist. Durch den Ätzvorgang wurden die Anwachslinien deutlich sichtbar. — Rhät, Fischerwiese bei Aussee (Stmk.), Zlambachmergel. Material PISTOTNIK. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 1458 ×.

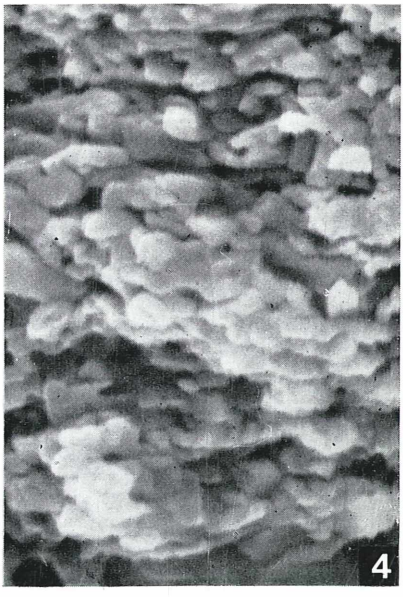
Fig. 3. *Schlagerina altispira* FUCHS. Aufgebrochenes Gehäuse. An dem aufgebrochenen Septum sieht man deutlich die Einregelung der Kristalleinheiten in einem konstanten Winkel (45°) zur Oberfläche, wodurch die Gehäusewand als hyalin-granulär bezeichnet werden muß. Die Kammerlumina sind durch große Zementkristalle gefüllt. — Obernor, Plackles bei Grünbach (NÖ.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 2681 ×.

Fig. 4. Detailaufnahme aus Fig. 3. Deutlich sind die rhomboedrischen Kristalle sichtbar, welche die Kristalleinheiten aufbauen. — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 10.725 ×.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at





©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel 7. „*Astacolus*" *varians* (BORNEMANN)

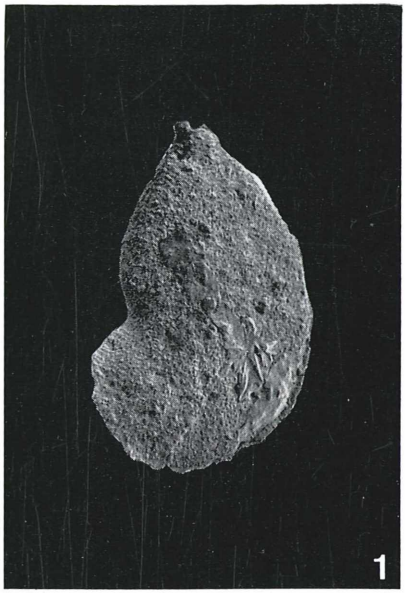
Fig. 1. Gesamtansicht. — Obernor, Steinbergkogel bei Hallstatt (OÖ.), Mergelzwischenlage im Hallstätterkalk. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 52 ×.

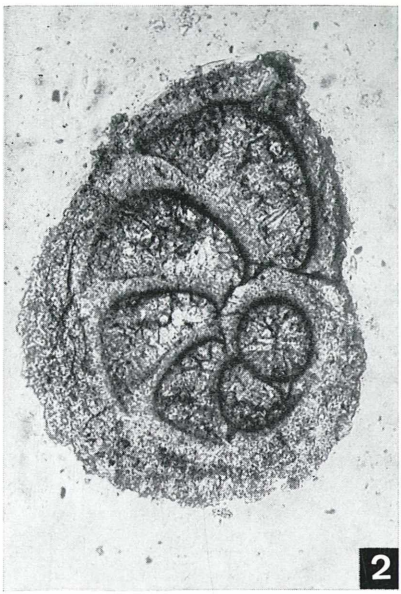
Fig. 2. Gerichteter Dünnschliff. Während die Wände und Septen eine hyalin-radiäre Struktur zeigen, ist der Kiel hyalin-granulär ausgebildet. Das Gehäuse muß als nichtlamellar bezeichnet werden, an der Innenseite der Kammern ist eine basale, dunklere, wahrscheinlich inaequigranuläre Schicht entwickelt, weshalb diese Form nur mit Vorbehalt zur Gattung *Astacolus* zu stellen ist. — Rhät, Fischerwiese bei Aussee (Stmk.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. Durchlichtaufnahme bei normalem Licht, Vergrößerung: 106 ×.

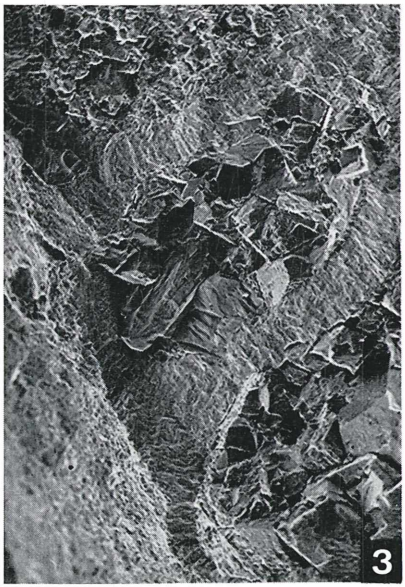
Fig. 3. Aufgebrochenes Gehäuse. Während die Kammerlumina mit großen Zementkristallen ausgefüllt sind, zeigen die Gehäusewände und Septen eine hyalin-radiäre Struktur. — Obernor, Steinbergkogel bei Hallstatt (OÖ.), Mergelzwischenlage im Hallstätterkalk. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 371

Fig. 4. Detailaufnahme aus Fig. 3. Die länglichen Kristalleinheiten, die senkrecht zur Gehäuseoberfläche stehen, werden aus flach-rhomboedrischen Kristallplättchen aufgebaut. — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 3712 ×.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel 9. *Involutina liassica* (JONES). — Rhät, Fischerwiese bei Aussee (Steiermark), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER.

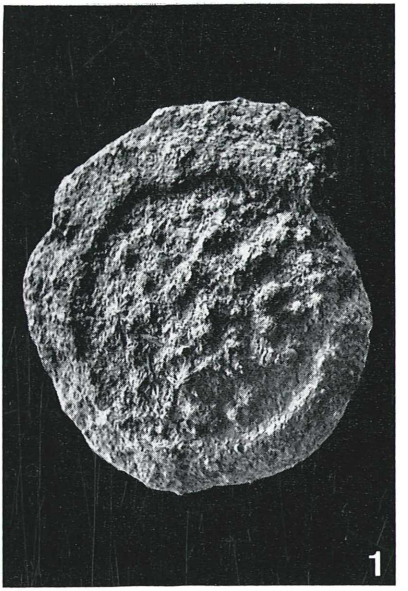
Fig. 1. Gesamtansicht. — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 69×.

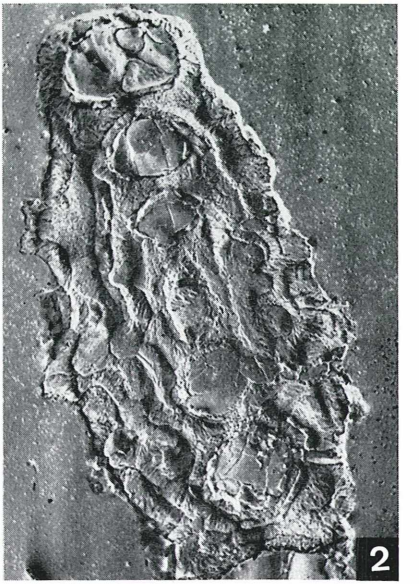
Fig. 2. Gehäusestruktur bei einem angeschliffenen und wenig geätzten Exemplar. Deutlich ist die Mehrschichtigkeit des Gehäuses zu sehen. Der Deuteroloculus wird von einer röhrenförmigen Schicht eingefaßt, von deren basalem Teil eine weitere Schicht das Gehäuse umfaßt und dabei knotenförmige Strukturen bildet. Im Gegensatz zu Taf. 8, Fig. 3 ist in allen Lagen die hyalin-radiäre Struktur zu sehen. — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 146×.

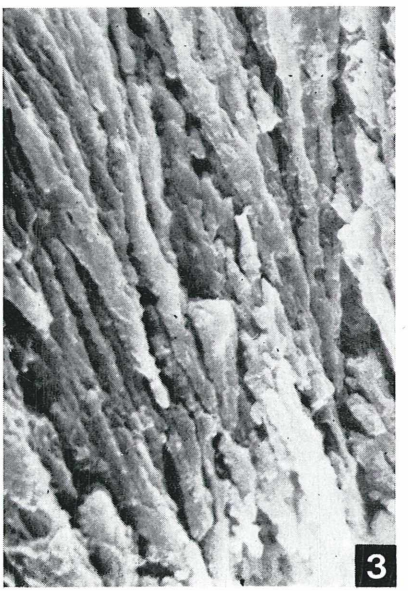
Fig. 3. Gehäusewand bei einem aufgebrochenen Exemplar. Im Gegensatz zur Wandstruktur bei Lenticuliniden (vgl. Taf. 7, Fig. 3, 4) bilden längliche Aragonitnadeln, die aus einem Kristall bestehen und normal zur Gehäuseoberfläche stehen, die hyalin-radiäre Struktur. — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 5775×.

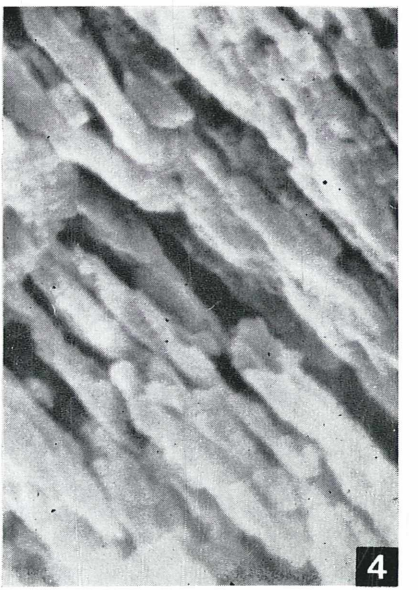
Fig. 4. Detailaufnahme von Fig. 3. Die Kristallnadeln sind einheitlich und werden nicht aus kleineren Elementen zusammengesetzt. — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 11.550×.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel 10. *Ophthalmidium ovale* BURBACH. — Obernor, Schneckenkogel bei Sankt Agatha (OÖ.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER.

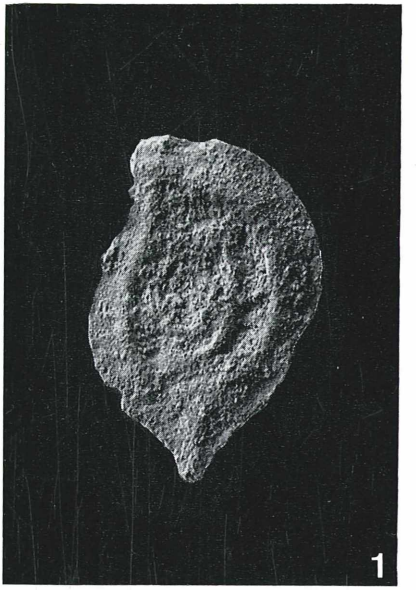
Fig. 1. Gesamtansicht. — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 72 ×

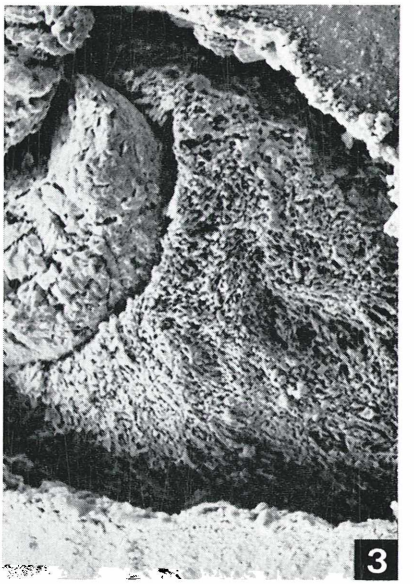
Fig. 2. Gerichteter Dünnschliff. Er zeigt die für Vertreter der Miliolina typischen, undurchsichtigen Wände bei durchfallendem Licht. — Durchlichtaufnahme bei normalem Licht, Vergrößerung: 206 ×.

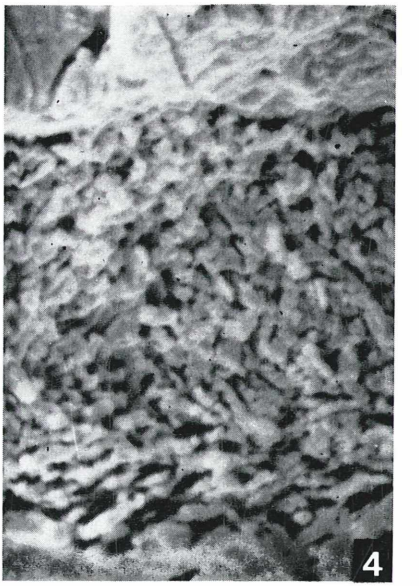
Fig. 3. Angeschliffenes und geätztes Exemplar. Unorientierte nadelige, ungefähr gleich große Kristalle bauen die Gehäusewand auf. — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 1458 ×.

Fig. 4. Wandstruktur bei einem aufgebrochenen Exemplar. Durch die regellose Anordnung der länglichen Einzelkristalle werden Hohlräume bewirkt, welche die Undurchsichtigkeit der Gehäusewand im Durchlicht hervorrufen (vgl. Fig. 2). — REM-Aufnahme, Vergrößerung: 6600 ×.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at





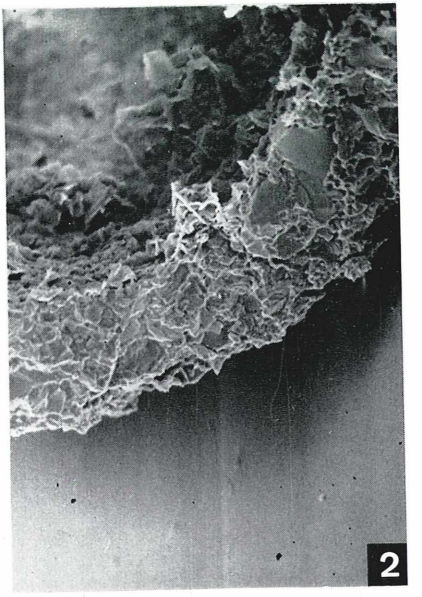
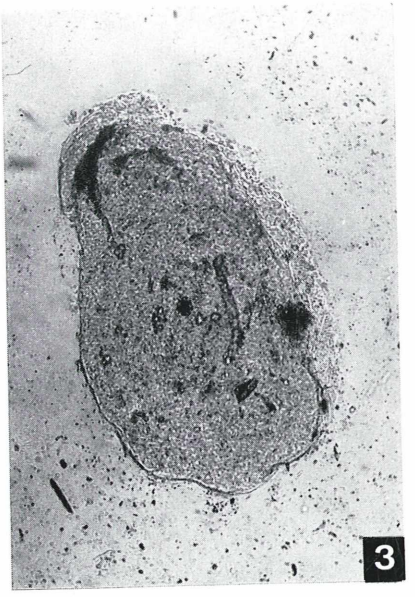
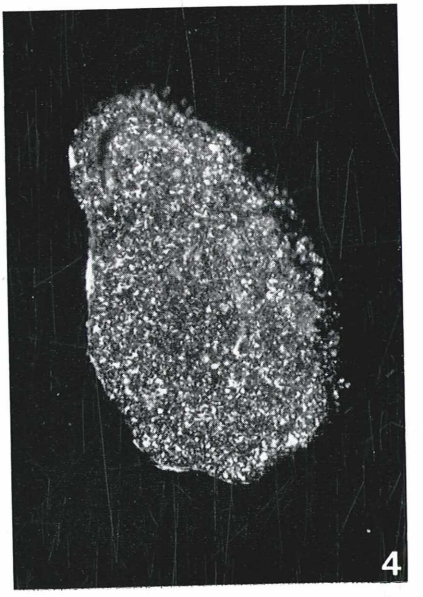
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tafel 11. *Gordiospira* sp.

Fig. 1. Gesamtansicht. — Obernor, Steinbergkogel bei Hallstatt (OÖ.), Mergelzwischenlage im Hallstätterkalk. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 146 ×.

Fig. 2. Gehäusewand bei einem aufgebrochenen Exemplar. Durch diagenetische Veränderung (Kornvergrößerung) entstanden aus den kleinen, nadeligen Kristallen der milioliden Wandstruktur größere Kristalle von unterschiedlicher Größe, die ohne Hohlräume aneinandergrenzen. Dadurch wird die Lichtdurchlässigkeit der Gehäuse im Durchlicht hervorgerufen. — Obernor, Steinbergkogel bei Hallstatt (OÖ.), Mergelzwischenlage im Hallstätterkalk. Material HOHENEGGER. REM-Aufnahme, Vergrößerung: 1403 ×

Fig. 3. Gerichteter Dünnschliff. Die diagenetischen Veränderungen sind bei diesem Exemplar so weit fortgeschritten, daß die Undurchsichtigkeit der Gehäuse im Durchlicht verloren ging. Sie sind daher im Durchlicht kaum von hyalin-granulären Wänden zu unterscheiden. — Rhät, Fischerwiese bei Aussee (Stmk.), Zlambachmergel. Material HOHENEGGER. Durchlichtaufnahme bei normalem Licht, Vergrößerung: 106 ×.

Fig. 4. Gleiches Objekt wie in Fig. 3 unter polarisiertem Licht.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at